

97

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. TRONCHET

Licencié ès sciences naturelles

Assistant à la Faculté des Sciences de Lyon

PREMIÈRE THÈSE : RECHERCHES SUR LES TYPES D'ORGANISATION LES PLUS RÉPANDUS DE LA PLANTULE DES DICOTYLÉDONES ; LEURS PRINCIPALES MODIFICATIONS ; LEURS RAPPORTS.

DEUXIÈME THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Juillet 1930, devant la Commission d'examen

MM. J. BEAUVERIE..	Président.
C. VANEY.....	} Examineurs.
F. ROMAN.....	
A. DAUPHINÉ..	

CAEN

ÉDITION DES ARCHIVES DE BOTANIQUE

10, Rue Beuvrelu, 10

1930





THÈSES

présentées à la Faculté des Sciences
de l'Université de Lyon
pour obtenir
le grade de Docteur ès Sciences Naturelles



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Numéro d'ordre :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. TRONCHET

Licencié ès sciences naturelles

Assistant à la Faculté des Sciences de Lyon

PREMIÈRE THÈSE : RECHERCHES SUR LES TYPES D'ORGANISATION LES PLUS RÉPANDUS DE LA PLANTULE DES DICOTYLÉDONES ; LEURS PRINCIPALES MODIFICATIONS ; LEURS RAPPORTS.

DEUXIÈME THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Juillet 1930, devant la Commission d'examen

MM. J. BEAUVERIE..	Président.
C. VANEY.....	} Examineurs.
F. ROMAN.....	
A. DAUPHINÉ..	

CAEN

ÉDITION DES ARCHIVES DE BOTANIQUE

10, Rue Beuvreli, 10

1930

UNIVERSITÉ DE LYON - FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen

M. GRIGNARD, O., *,  I., , P. N., Membre de l'Institut, *Chimie générale.*

Assesseur

M. VANEY, *,  I., .

Professeurs honoraires

MM. VESSIOT, O., *,  I.
GÉRARD, O., *,  I.,  C. ; RIGOLLOT, *,  I.
VAUTIER,  I., LE VAVASSEUR, *,  I.
OFFRET, *,  I., .

COUTURIER, *,  I., .



Professeurs titulaires

MM. GRIGNARD, O., *,  I., , P. N., Membre de l'Institut, *Chimie générale.*

KÖHLER, O., *,  I., , Correspondant de l'Institut, *Zoologie.*

DULAC, *,  I., *Calcul différentiel et intégral.*

MASCART, *,  I., , *Astronomie physique.*

SIRE,  I., , *Mécanique rationnelle et appliquée.*

MEUNIER, *,  I., *Chimie industrielle.*

BEAUVÉRIE, *,  I., , *Botanique.*

THOVERT, *,  I., , *Physique.*

CARDOT,  I., *Physiologie générale et comparée.*

VANEY, *,  I., , *Zoologie.*

LONGCHAMBON, *,  I., , *Minéralogie théorique et appliquée.*

LOCQUIN, *,  I., *Chimie générale.*

ROMAN,  I., *Géologie.*

Professeurs titulaires (sans chaire)

MM. DOUIN,  I., *Botanique.*

DÉJARDIN,  I., *Physique.*

LEMARCHAND,  I., *Chimie industrielle.*

EYRAUD,  I., *Mathématiques.*

Maîtres de conférences et Chargés de cours complémentaires

MM. AUMÉRAS, *Chimie physique.*

FROMAGEOT, *Chimie agricole.*

BONNET,  I., *Zoologie appliquée et Zootechnie.*

MAYET, *,  I., *Anthropologie.*

PELOSSE,  I., *Sériciculture.*

DONCIEUX,  I., P. C. N. supérieur.

SEYEWETZ, *,  I., *Matières colorantes artificielles.*

M^{lle} BACHRACH,  I., *Physiologie.*

Secrétaire

M^{me} NÉTIEN,  I.

A MES CHERS PARENTS

RECHERCHES

SUR LES TYPES D'ORGANISATION LES PLUS RÉPANDUS

DE LA PLANTULE DES DICOTYLÉDONES

LEURS PRINCIPALES MODIFICATIONS, LEURS RAPPORTS

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les nombreux travaux anatomiques concernant les Dicotylédones ne paraissent pas avoir apporté de réponse pleinement satisfaisante aux deux questions suivantes :

1° Quelle est, du point de vue de l'évolution ontogénétique, la signification exacte des divers types de structure que peut présenter la plantule des Dicotylédones ?

2° Comment peut-on envisager, d'après l'ontogénèse, leur succession phylogénétique probable ?

Mon but est d'apporter ici une première contribution à l'étude de ces deux problèmes en me bornant à l'examen des types de structure que l'on peut considérer comme les plus simples.

Afin de délimiter nettement le sujet du présent mémoire, il y a lieu de rappeler d'abord la distinction établie par E. N. THOMAS [174] (1) entre les dispositions dites « cruciforme » et « diagonale », qui représentent les deux modes fondamentaux auxquels on peut rapporter l'organisation de l'appareil conducteur dans les plantules de Dicotylédones :

1° La *disposition cruciforme* est caractérisée par l'existence dans la radicule de deux groupes vasculaires alternes et centripètes situés dans le plan de symétrie des cotylédons ou *plan médian cotylédonnaire*

(1) Les numéros entre crochets renvoient à l'index bibliographique situé à la fin du mémoire.

Cette disposition présente deux modalités principales : le type *cruciforme tétrarche* et le *type diarche* (1). Le premier (fig. 1) est défini par la présence dans la radicule ou la tigelle de quatre groupes vasculaires alternes et centripètes : deux sont placés dans le plan médian cotylédonaire, les deux autres dans le plan de séparation des cotylédons ou *plan intercotylédonaire*. Dans le type diarche (fig. 2) il existe seulement deux groupes vasculaires alternes et centripètes, qui sont situés dans le plan médian.

2° La *disposition diagonale* est caractérisée par le fait que les groupes vasculaires alternes et centripètes ne sont disposés ni dans

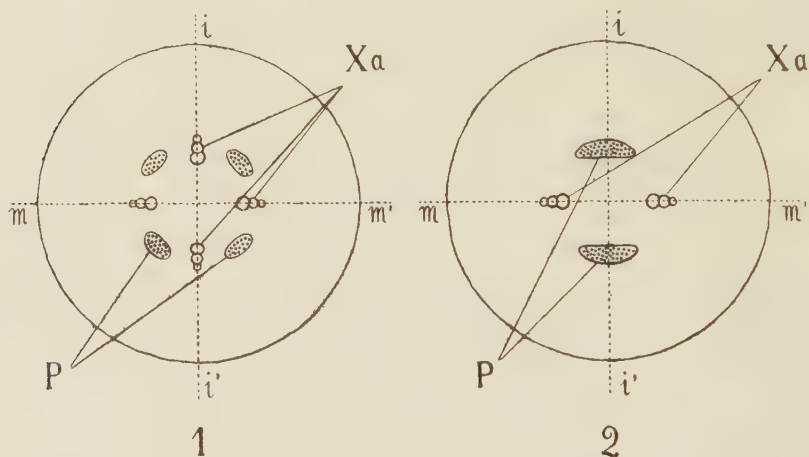


Fig. 1 et 2. — Disposition cruciforme : fig. 1, type cruciforme tétrarche ; fig. 2, type diarche. — *mm'*, plan médian cotylédonaire ; *ii'*, plan intercotylédonaire ; *P*, groupes criblés ; *Xa*, groupes vasculaires alternes et centripètes.

le plan médian, ni dans le plan intercotylédonaire, mais dans les espaces compris entre ces deux plans. Le cas le plus répandu paraît être le type diagonal tétrarche (fig. 3), dans lequel la radicule présente quatre groupes vasculaires alternes et centripètes disposés selon les bissectrices des angles formés par l'intersection des plans médian et intercotylédonaire (ex. : *Calycanthus*). Il existe également un type diagonal octarche, dans lequel la radicule est munie de huit groupes vasculaires alternes et centripètes disposés deux par deux dans les quatre espaces délimités par le plan médian des cotylédons et leur plan de séparation (ex. : *Fagus sylvatica*, cf. DAVEY [90]).

Il y a parfois combinaison de la tétrarchie diagonale avec la

(1) E. N. THOMAS considère en effet ces deux types de structure comme de simples variétés d'un même type fondamental dit *cruciforme*. Cette opinion recevra dans la suite de ce mémoire une nouvelle justification.

diarchie cruciforme (type hexarche) ou avec la tétrarchie cruciforme (type octarche).

La disposition diagonale pure est relativement rare. Autant qu'on en peut juger par l'état actuel des connaissances anatomiques relatives aux plantules de Dicotylédones, la disposition cruciforme est réalisée presque universellement.

Le sujet du présent mémoire est de reprendre, à la lumière de nos connaissances actuelles sur l'évolution de l'appareil conducteur et la constitution anatomique de la plantule dicotylée, l'étude comparée des principales modalités de la disposition cruciforme ; de rechercher

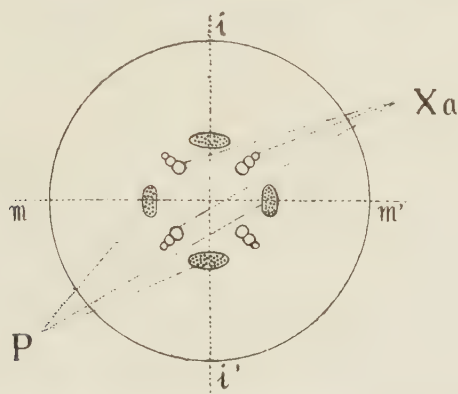


Fig. 3. — Disposition diagonale (type diagonal tétrarchie) ; mm' , plan médian cotédyonnaire ; ii' , plan intercotédyonnaire ; P, groupes criblés ; Xa, groupes vasculaires alternes et centripètes.

les relations ontogénétiques existant entre les types de structure qui leur correspondent ; de déterminer, si possible, les rapports phylogénétiques probables de ces différents types.

Les anatomistes qui étudient les plantules ne tiennent pas toujours compte des variations de structure quelquefois cependant instructives qui peuvent exister chez divers individus d'une même espèce : ils se bornent, dans la plupart des cas, à décrire les caractères plus fréquemment réalisés qui leur permettent de définir dans une unité spécifique donnée un type moyen d'organisation. Le présent travail procède d'une méthode différente. Le but poursuivi étant de mettre en lumière les relations possibles des différents types de structure examinés et de rechercher éventuellement le mécanisme des modifications qui permettent de passer progressivement des uns aux autres, j'ai été naturellement amené à tenir le plus grand compte des varia-

tions individuelles, même lorsque celles-ci s'écartent des limites habituelles et constituent des cas tératologiques. On sait que l'étude des anomalies éclaire souvent certains traits de la morphologie normale.

*
**

Les plantules de toutes les espèces examinées dans ce travail possèdent des cotylédons épigés. Il y a lieu de préciser ici le sens dans lequel seront employés certains termes relatifs à la morphologie externe des germinations, et dont la signification n'est pas la même pour tous les auteurs.

L'acception qui doit être donnée au mot *hypocotyle* a été récemment discutée (BUCHET [26], RABER [159]). A la suite de HANSTEIN, qui appelait « partie hypocotylée » toute la région inférieure du massif embryonnaire en opposition avec la partie supérieure ou cotylée, certains auteurs désignent sous le nom d'hypocotyle toute la portion axiale de l'embryon située au-dessous des cotylédons et n'ayant pas encore subi la différenciation définitive en tige et racine. Toutefois, les anatomistes qui décrivent des plantules germées emploient souvent le mot hypocotyle pour désigner la tigelle, à l'exclusion de la radicule, et cette seconde acception paraît même plus fréquemment admise que la première. Cependant, pour éviter tout risque de confusion, j'appellerai *tige hypocotylée*, comme le recommande SOUÈGES [170], ou simplement *tigelle*, toute la partie de la plantule qui s'étend depuis la ligne de démarcation de l'épiderme et de l'assise pilifère (limite supérieure de la coiffe chez l'embryon) jusqu'au niveau d'insertion des cotylédons ou *nœud cotylédonaire*. Je désignerai d'autre part toute la région de l'embryon ou de la plantule située au-dessous de ce dernier par l'expression de *partie hypocotylée*.

Le terme *collet* a reçu également des acceptions fort différentes selon les auteurs. Il a désigné tantôt un plan géométrique formant la base de deux systèmes coniques opposés, l'un ascendant, la tige, l'autre descendant, la racine (LAMARCK, A. P. DE CANDOLLE, MEYEN, A. DE SAINT-HILAIRE, VAN TIEGHEM, etc.), tantôt le point d'attache des cotylédons (GAERTNER, MIRBEL, etc.), tantôt encore la portion de l'axe comprise entre les cotylédons d'une part et d'autre part la base de la racine définie elle-même par le lieu où commencent à se montrer les rangs réguliers et symétriques des radicelles (CLOS [69], etc.), tantôt enfin « une région plus ou moins étendue selon les végétaux, dans laquelle les éléments de la racine, en s'avancant dans les parties les plus élevées de l'axe, se modifient, se déplacent et prennent peu à peu

la configuration, la place et l'importance qu'ils possèdent dans la tige » [GÉRARD [99]]. Ce désaccord entre les auteurs tient surtout à ce que les uns se bornaient, pour définir le collet, à envisager la morphologie externe, tandis que les autres faisaient appel, de préférence, aux caractères tirés de la structure anatomique et particulièrement de l'organisation de l'appareil conducteur. Or on sait depuis longtemps qu'il est impossible de délimiter avec précision la tige et la racine d'après la disposition des éléments criblés et vasculaires. On est obligé de recourir, pour cette délimitation, aux caractères de l'assise superficielle. J'appellerai donc *collet* le niveau de la plantule où l'épiderme est en contact avec l'assise pilifère. Cette brusque rupture épidermique permet seule de déterminer pratiquement la ligne de séparation entre la tige hypocotylée et la racine principale.

*
**

Avant d'aborder la partie originale de ce travail, il y a lieu de rappeler certaines notions fondamentales auxquelles il sera fréquemment fait appel (*accélération basifuge, convergent, phyllorhize*) et d'en préciser la valeur.

G. CHAUVEAUD [44-60, 62, 65 et surtout 57], auquel revient le mérite d'avoir mis en lumière les lois du développement de l'appareil conducteur (qu'on pourrait appeler *desmogénèse*), a créé l'expression d'« accélération basifuge » pour exprimer les modifications progressives que subit l'allure de ce développement dans la plantule si l'on considère des plans transversaux de plus en plus élevés compris entre la région basilaire de la racine et le sommet des cotylédons. Pour définir l'accélération basifuge, il est utile de rappeler brièvement la marche de ce développement dans la région de la plantule où il est le plus complet et le plus typique, c'est-à-dire dans la racine.

Développement de l'appareil conducteur de la racine. — Soient trois jeunes germinations A, B et C, récoltées et fixées à des stades différents du développement.

A. Phase alterne. — Examinons d'abord une coupe transversale faite dans la région basilaire de la radicule de la plus jeune de ces germinations (plantule A). Considérons deux groupes criblés (P, fig. 4) en voie de développement. La différenciation de leurs éléments les plus externes est achevée ; celle de leurs éléments les plus internes est encore incomplète. Dans l'espace compris entre eux on observe des vaisseaux, trois par exemple. Le vaisseau externe est plus complé-

tement différencié que le vaisseau moyen, qui l'est lui-même davantage que le vaisseau interne, de formation plus récente. La différenciation

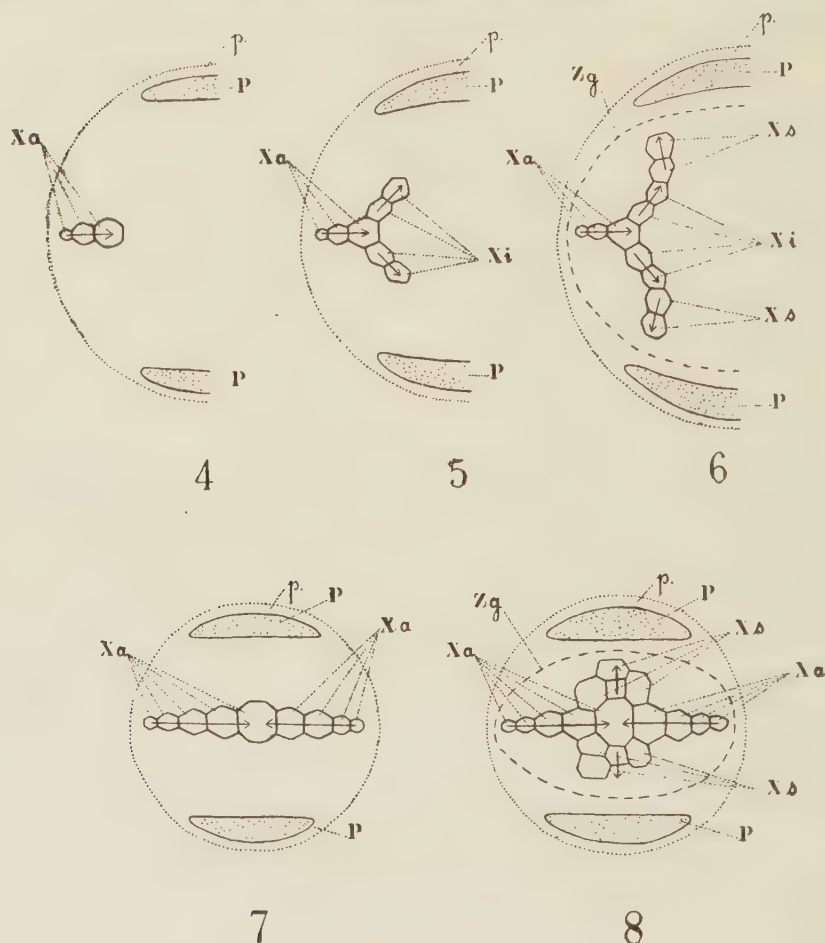


Fig. 4 à 8. — Développement de l'appareil conducteur dans la racine. — Fig. 4 : phase alterne (plantule A). — Fig. 5 : stade intermédiaire (plantule B, même niveau). — Fig. 6 : phase superposée (plantule C, même niveau). — Fig. 7 et 8 : passage brusque de la phase alterne à la phase superposée dans une racine diarche à plaque vasculaire diamétrale (7, phase alterne ; 8, phase superposée). P, groupes criblés ; Xa, groupes de xylème alterne et centripète ; Xi, xylème intermédiaire ; Xs, xylème superposé ; Zg, zone génératrice libéro-ligneuse ; p, péricycle ; les flèches indiquent le sens de la différenciation vasculaire.

de ces premiers vaisseaux se produit donc aussi en direction *centripète*. Ils constituent ensemble un groupe vasculaire Xa alternant avec les deux groupes criblés et orienté suivant le rayon. Leur développement correspond à la phase la plus primitive de l'évolution de l'appareil

conducteur des Phanérogames. Les éléments vasculaires plus ou moins nombreux apparus pendant cette première phase sont caractérisés à la fois par leur disposition alterne et leur différenciation centripète. G. CHAUEAUD a appelé *phase alterne* cet état primitif.

B. *Stade intermédiaire* (fig. 5). — Considérons maintenant une coupe transversale faite dans la racine de la plantule B, légèrement plus âgée que la précédente et au même niveau que dans la plantule A, c'est-à-dire à une distance égale du collet. Dans ce deuxième état, on constate que les groupes criblés ont continué à s'accroître dans le sens centripète ; ils ont pu en même temps s'élargir plus ou moins dans le sens tangentiel. De nouveaux éléments vasculaires appelés par CHAUEAUD *vaisseaux intermédiaires* sont apparus de part et d'autre du dernier vaisseau alterne. Leur différenciation a eu lieu non plus vers le centre, mais dans le sens tangentiel, et ils présentent ainsi une situation intermédiaire entre les nouveaux tubes criblés et les derniers vaisseaux centripètes. On peut appeler *stade intermédiaire* cette deuxième période du développement de l'appareil conducteur. Les vaisseaux qui lui correspondent sont plus ou moins nombreux ; ils peuvent même ne pas être représentés.

C. *Phase superposée* (fig. 6). — Considérons enfin une section transversale faite toujours au même niveau dans la plantule C, un peu plus âgée que les deux précédentes. Le développement des deux groupes criblés s'est poursuivi dans le sens centripète et en même temps ils ont pu s'élargir plus ou moins dans le sens tangentiel. Le xylème présente de nouveaux vaisseaux qui se sont différenciés en dehors des vaisseaux intermédiaires. Ils sont ainsi en superposition avec les tubes criblés les plus récents et se développent en direction *centrifuge*. Leur apparition marque le début de la troisième période du développement dite *phase superposée*. Vers le commencement de celle-ci, souvent même avant la différenciation des premiers vaisseaux centrifuges, on peut voir se dessiner dans les cellules de conjonctif comprises entre les tubes criblés les plus récents et les éléments vasculaires, des cloisons plus ou moins nettement orientées dans le sens tangentiel. L'ensemble des cellules qui sont le siège de ces phénomènes de division constitue la zone génératrice libéro-ligneuse secondaire (Zg, fig. 6) grâce au jeu de laquelle la phase superposée une fois atteinte peut persister indéfiniment.

En résumé, l'appareil conducteur présente typiquement dans la racine, au cours de son développement, trois dispositions qui se succèdent dans un ordre déterminé et constant : les éléments criblés et

vasculaires différenciés au début sont alternes, ceux qui apparaissent ensuite ont une situation intermédiaire : ceux qui se développent en dernier lieu sont superposés.

Il y a lieu de compléter ce bref exposé par les remarques suivantes :

1° Le développement de l'appareil conducteur dans la racine peut ne pas dépasser la phase alterne ou le stade intermédiaire (cet arrêt du développement se produit par exemple dans la racine des Monocotylédones).

2° Le stade intermédiaire est fréquemment supprimé. Cette suppression peut être constatée notamment lorsque les groupes vasculaires alternes sont très nombreux et très rapprochés des groupes criblés. On l'observe souvent aussi dans les racines dont le cylindre central présente un faible diamètre. Dans ce dernier cas, les vaisseaux alternes des différents groupes de xylème peuvent poursuivre leur différenciation jusqu'au centre de la racine où ils se rejoignent. Le xylème alterne forme alors en coupe transversale une bande diamétrale s'il y a seulement deux groupes vasculaires centripètes (fig. 7 et 8), ou une plaque étoilée s'il y en a plusieurs. Les nouveaux vaisseaux qui apparaissent après l'établissement de cette bande diamétrale ou de cette étoile vasculaire sont superposés au phloème et centrifuges. Les éléments conducteurs intermédiaires ne correspondent donc pas à une phase constante du développement, mais seulement à un stade *facultatif* et doivent être considérés simplement comme des éléments de transition qui, lorsqu'ils sont représentés, s'interposent dans le temps et dans l'espace entre les deux phases *essentielles* du développement : la phase alterne et la phase superposée (1).

3° Les premiers vaisseaux superposés et centrifuges peuvent être d'origine primaire ou secondaire (DAUPHINÉ [84]), tandis que les vaisseaux alternes et intermédiaires sont toujours primaires.

Accélération basifuge. — On sait que chez un grand nombre d'Angiospermes et de Gymnospermes, la succession des dispositions alterne, intermédiaire et superposée peut être constatée non seulement dans la racine, mais aussi dans la tige hypocotylée et même dans la partie inférieure des premières feuilles ou cotylédons. CHAUEAUD a établi, par l'étude d'un grand nombre d'exemples, que ces trois dispo-

(1) Il serait par conséquent inexact d'assigner à la disposition intermédiaire la même importance qu'aux dispositions alterne et superposée, et de lui attribuer, du point de vue de l'évolution, une signification comparable à celle de ces dernières. L'objection formulée contre la notion d'*accélération basifuge* par COMPTON [72], relative à la suppression des éléments conducteurs intermédiaires *avant* celle des éléments alternes dans la tigelle du Lupin, objection reproduite depuis par plusieurs auteurs. (BUGNON [29]. HOLDEN et BEXON [123]), est donc sans fondement.

sitions, lorsqu'elles sont représentées à un même niveau, se succèdent toujours dans le même ordre quelle que soit la région de la plantule que l'on considère : radicule, tigelle ou cotylédon. On sait, d'autre part, que chez certaines Ptéridophytes fossiles telles que les *Sphenophyllum*, la tige présentait à la fois et sur toute sa longueur des vaisseaux alternes et centripètes d'origine primaire et des vaisseaux superposés et centrifuges d'origine secondaire. La priorité de la disposition alterne par rapport à la disposition superposée est donc un fait certain non seulement pour la racine, mais aussi pour la tige et la feuille, lorsque celles-ci possèdent des éléments conducteurs alternes (SCOTT [168], CHAUVEAUD [57]). Or, si la disposition alterne existe toujours dans la racine des Phanérogames, elle est souvent absente dans la tige hypocotylée et les cotylédons et fait constamment défaut dans le reste de la tige et dans les feuilles épicotylées. Il en est de même de la disposition intermédiaire.

A mesure que l'on s'élève au-dessus de la base de la racine dans la tige hypocotylée et les cotylédons, le développement de l'appareil conducteur subit les modifications suivantes :

1° Les dispositions alterne et intermédiaire sont progressivement (parfois brusquement) supprimées par suite de la non différenciation des éléments conducteurs qui leur correspondent et de l'apparition plus hâtive des tubes criblés et des vaisseaux caractéristiques de la disposition superposée (1).

2° Les cloisonnements secondaires apparaissent plus vite.

En d'autres termes, à mesure qu'on s'éloigne de la racine vers le sommet des cotylédons, les éléments conducteurs les plus primitifs sont de plus en plus réduits en nombre, tandis que les éléments superposés, ontogénétiquement plus récents, apparaissent de plus en plus vite. C'est ce phénomène qu'exprime la loi de l'*accélération basifuge*, que l'on peut formuler ainsi : dans la tige et la feuille des Phanérogames, le développement de l'appareil conducteur présente une accélération qui croît à partir de la base de la tige (2).

(1) Les vaisseaux les plus primitifs peuvent aussi disparaître *après différenciation* par suite d'une résorption plus ou moins précoce qui présente habituellement elle aussi, une accélération basifuge. Cette résorption, qui paraît accompagnée d'une modification chimique de la paroi, est probablement sous la dépendance d'une action mécanique d'élongation. Personne ne conteste à cet égard l'influence qu'il est classique d'attribuer à l'accroissement intercalaire longitudinal. Mais celui-ci ne saurait servir à expliquer : ni le fait que les cloisonnements secondaires apparaissent de plus en plus vite de bas en haut ; ni le fait que les vaisseaux ontogénétiquement les plus primitifs sont supprimés progressivement de bas en haut par non différenciation et cela *dans l'ordre même de leur développement normal* ; ni pourquoi, chez les espèces à développement faiblement accéléré, la différenciation vasculaire dans la nervure médiane cotylédonnaire commence par l'apparition de vaisseaux alternes présumés caractéristiques de la structure racine.

(2) Il est possible de provoquer *expérimentalement* une accélération considérable du développement de l'appareil conducteur dans les régions de la plantule où ce développement débute normalement par la phase alterne. (Voir à ce sujet : DAUPHINÉ [80, 82, 85]).

On se garde de déduire de ces faits que la racine, où le développement des tubes criblés et des vaisseaux commence toujours par la phase alterne, est un organe phylogénétiquement plus ancien que la

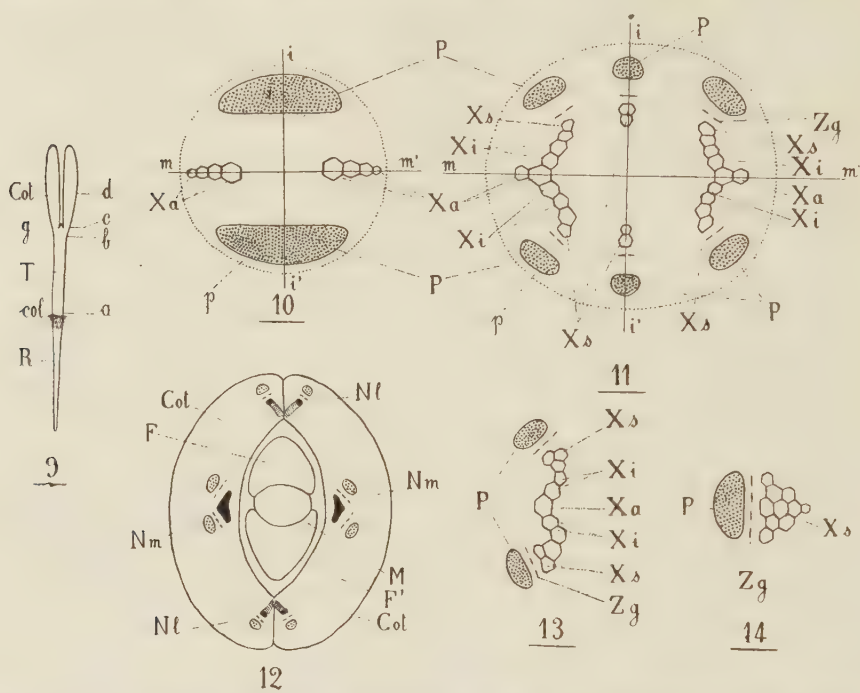


Fig. 9 à 14. — Schémas montrant l'accélération basifuge du développement de l'appareil conducteur dans une plantule jeune de Dicotylédone (exemple : *Calendula officinalis* L.). — Fig. 9 : morphologie externe de la plantule ; R. racine ; col. collet ; T. tige hypocotylée ; g. gemmule ; Cot. cotylédon ; a, b, c, d. niveaux correspondant aux fig. 10, 11, 12 (et 13, 14). — Fig. 10 : coupe transversale au niveau a de la figure 9. — Fig. 11 : niveau b de la fig. 9. — Fig. 12 : niveau c de la fig. 9, schéma d'ensemble. — Fig. 13 : même niveau, nervure médiane. — Fig. 14 : niveau d de la fig. 9, nervure médiane. — P. phloème (groupes et fascicules criblés) ; p. péricycle ; Xa. vaisseaux alternes et centripètes ; Xi. vaisseaux intermédiaires ; Xs. vaisseaux superposés et centrifuges ; Zg. cloisonnements secondaires ; Cot. cotylédons ; Nm. nervure médiane ; Nl. nervure latérale ; F, F'. premières feuilles épicotylées ; M. massif initial ; mm'. plan médian cotylédonnaire ; i, i'. plan intercotylédonnaire ; les vaisseaux alternes et centripètes, disposés schématiquement dans les figures ci-dessus, en file radiale simple, peuvent naturellement, dans la réalité être répartis d'une façon moins régulière.

tige et la feuille. On se borne à constater que la racine a conservé une organisation primitive, tandis que celle-ci a fait place, dans la tige et dans la feuille, à une organisation plus récente.

Autrement dit, le développement ontogénétique de l'appareil conducteur récapitule en quelque sorte, dans la racine des Phanérogames actuelles, les premiers stades de l'évolution phylogénétique, tandis que dans la tige et dans la feuille ce développement est plus rapide, les

premiers stades sont supprimés plus ou moins complètement par une sorte de tachygénèse comparable à certains égards à celle que l'on constate dans l'embryogénèse des animaux supérieurs.

Contrairement à ce qu'un auteur a prétendu (BUGNON [29, 30, 32, 33, 35, 42]), les mots *accélération basifuge* n'expriment point une simple hypothèse ; ils résument la narration d'un fait constamment vérifié : la suppression de bas en haut dans la tige et la feuille des éléments conducteurs primitifs et l'apparition plus précoce des éléments conducteurs ontogénétiquement plus récents, ainsi que des cloisonnements secondaires.

On sait que l'accélération basifuge présente une intensité variable suivant les cas. Chez de nombreuses espèces, la phase alterne est représentée sur toute la longueur de la tige hypocotylée et même dans la région inférieure des cotylédons, où elle est toutefois beaucoup plus brève que dans la racine. Dans d'autres espèces, l'accélération est plus grande : les éléments conducteurs alternes et intermédiaires sont supprimés complètement dans les cotylédons et la tigelle où le développement débute par la phase superposée. Enfin, l'accélération basifuge peut être encore plus marquée. Dans la tige d'un grand nombre de Monocotylédones par exemple, la phase superposée est elle-même très réduite et fait place rapidement à une quatrième phase dite phase *périphérique*, caractérisée par l'apparition de nouveaux éléments de xylème qui se différencient de part et d'autre des derniers vaisseaux superposés et tendent à encercler progressivement le phloème. On obtient alors des groupes libéro-ligneux dont les vaisseaux forment en coupe transversale une figure en V ou un cercle plus ou moins complet autour du liber.

Afin de préciser dès maintenant le sens de certaines expressions assez fréquemment employées dans la suite, telles que *faible accélération*, ou *développement très accéléré*, il est utile de décrire schématiquement un type comparable à ceux qui seront étudiés dans ce mémoire.

Soit par exemple une jeune germination de Souci (*Calendula officinalis* L., Cf. CHAUVEAUD [57]). Choisissons dans cette plantule quatre niveaux : *a*, *b*, *c* et *d*. Le niveau *a* est situé à la base de la tige hypocotylée, *b* dans la partie supérieure de celle-ci ; les niveaux *c* et *d* se trouvent respectivement dans la région inférieure (*c*) et dans la région moyenne (*d*) des cotylédons (fig. 9).

Dans une section transversale faite au niveau *a*, on observe deux groupes criblés alternant avec deux groupes vasculaires situés dans le plan médian cotylédonaire (fig. 10). Les deux groupes vasculaires sont

entièrement constitués par des vaisseaux (1) alternes et centripètes. Dans les coupes faites au niveau *b* (fig. 11), les vaisseaux alternes sont moins nombreux : les éléments les plus externes ne se sont pas différenciés. Mais il y a en plus, sur les côtés de ce xylème alterne, des vaisseaux intermédiaires (Xi) et des vaisseaux superposés (Xs). Certains de ces derniers se trouvent dans le plan intercotylédonaire. A ce même niveau, on observe, de part et d'autre du plan médian, trois fascicules de phloème continuant supérieurement chacun des deux larges groupes criblés existant au niveau *a*. Sur ces six fascicules de phloème, quatre accompagnent deux par deux les groupes de xylème situés dans le plan médian et constituent plus haut avec ces derniers les nervures médianes des cotylédons. Les deux autres fascicules criblés forment, avec les deux groupes de xylème superposé placés dans le plan intercotylédonaire, deux groupes libéro-ligneux qui, au sommet de la tigelle, se bifurquent de manière à se continuer dans les nervures latérales des cotylédons. Chacun de ceux-ci possède en effet, dès la base (fig. 12), une nervure médiane et deux nervures latérales. Examinée au niveau *c* (fig. 13), la nervure médiane présente deux fascicules criblés assez largement séparés ; un très petit nombre de vaisseaux alternes, parfois un seul (Xa), flanqué à droite et à gauche de vaisseaux intermédiaires (Xi) et superposés (Xs) ; entre ce xylème et les deux fascicules de phloème, des cellules de conjonctif montrant des cloisons secondaires plus ou moins nombreuses (Zg). Enfin, dans les coupes faites au niveau *d* (fig. 14), la nervure médiane forme un groupe libéro-ligneux dont le phloème (P) et le xylème (Xs), entièrement constitués par des éléments superposés, sont séparés par des cellules méristématiques secondaires (Zg).

La comparaison des coupes faites aux niveaux *a*, *b*, *c* et *d* montre que les vaisseaux alternes ou primitifs sont de plus en plus réduits en nombre et finalement supprimés lorsqu'on s'élève de *a* à *d*, tandis que les vaisseaux superposés ontogénétiquement plus récents sont, au contraire, de plus en plus nombreux, ainsi que les cloisons secondaires.

Lorsque, dans les descriptions qui suivent, je dis qu'il existe une *faible accélération*, cela signifie qu'*au niveau considéré* les tubes criblés et les vaisseaux correspondant à la phase alterne ou primitive sont représentés, mais en nombre plus ou moins réduit ; le développement des éléments conducteurs est, au contraire, regardé comme *très accéléré* lorsqu'il débute, *au niveau considéré*, par la phase super-

(1) Pour plus de simplicité, ces vaisseaux ont été représentés sur le schéma comme formant une file radiale simple mais en réalité leur disposition est généralement moins régulière.

posée. Exemple : chez le Souci officinal, l'accélération est faible à la base cotylédonaire pour les nervures médianes ; au-dessus de la région basilaire des cotylédons, le développement de ces nervures présente, au contraire, une grande accélération.

*
* *

Il est à peine utile de rappeler qu'il y a complet désaccord entre l'ontogénèse de l'appareil conducteur dans la plantule et la théorie classique du passage de la racine à la tige par dédoublement et rotation des faisceaux vasculaires. Cette théorie, qui eut pour principaux défenseurs VAN TIEGHEM [177, 178, 179], DODEL [92], GOLDSMITH [100], GÉRARD [99], G. BONNIER [15, 16 et 17], faisait appel aux trois hypothèses suivantes : a) le faisceau vasculaire alterne de la racine et le faisceau vasculaire superposé de la tige et de la feuille sont des formations ontogénétiquement identiques ; b) le faisceau vasculaire alterne se dédouble en passant de la racine à la tige ; c) le faisceau ainsi dédoublé exécute un mouvement de rotation qui l'amène à prendre la disposition superposée qu'il présente dans la tige. Or, ces trois hypothèses sont contredites par le développement. Il est impossible d'assimiler le faisceau vasculaire alterne de la racine et le faisceau vasculaire superposé de la tige et de la feuille parce que leurs éléments appartiennent à des stades différents du développement : le premier est primitif, tandis que le second correspond à une phase ontogénétiquement plus récente. D'autre part, c'est à tort que la structure alterne est considérée comme caractéristique de la racine, puisque, chez de très nombreuses espèces, le faisceau vasculaire alterne existe également dans la tige hypocotylée et les cotylédons. Enfin, dans la région de la plantule où la disposition superposée se substitue à la disposition alterne, il ne se produit réellement ni dédoublement ni rotation du faisceau vasculaire centripète de la racine. La double apparence de dédoublement et de rotation tient à la non différenciation par accélération des éléments conducteurs alternes (ou à la résorption précoce qu'ils subissent notamment par l'effet de l'accroissement intercalaire) et à l'apparition hâtive des éléments intermédiaires et superposés. Cette fausse apparence résulte de la marche de la différenciation vasculaire qui, après avoir été centripète durant la première phase, devient ensuite tangentielle, puis centrifuge. Les hypothèses du dédoublement et de la rotation ont d'ailleurs été abandonnées par VAN TIEGHEM et G. BONNIER. J'ai évité dans mes descriptions toute expression qui pourrait être interprétée comme un rappel de cette théorie.

Certains anatomistes ont tenté de reprendre, pour la substituer à la conception, devenue insoutenable, du dédoublement et de la rotation, la théorie dite du « *raccord* », selon laquelle la tige et la feuille d'une part, et la racine d'autre part, possèderaient des appareils conducteurs fondamentalement différents et originellement distincts qui se raccorderaient secondairement dans une région variable de la plantule (tigelle, partie inférieure des cotylédons ou partie basilaire de la racine). Divers auteurs ont montré que les faits révélés par l'étude du développement vasculaire doivent faire écarter également cette théorie. Toutefois, comme elle est encore actuellement l'objet de controverses, j'ai jugé utile de la confronter avec les faits et d'examiner sa valeur dans un chapitre de ce mémoire (cf. Deuxième partie, Chapitre IV).

*
* *

J'ai décidé, après examen, d'utiliser dans mes descriptions la notion nouvelle introduite par G. CHAUEAUD en anatomie végétale sous le nom de *convergent* [63]. Il y a lieu de rappeler brièvement la définition de ce terme. Si l'on observe une section transversale faite au sommet de la tigelle dans une plantule diarche très jeune et à développement vasculaire peu accéléré, on constate que l'appareil conducteur est constitué à ce niveau par deux systèmes distincts disposés selon le plan médian des cotylédons dont ils constituent plus haut les nervures médianes (fig. 15). Chacun de ces deux systèmes élémentaires est composé d'un groupe vasculaire centripète alternant avec deux fascicules criblés, et constitue une formation tout à fait caractéristique et d'une importance très grande. CHAUEAUD désigne cette formation sous le nom de *convergent* et la regarde comme l'unité fondamentale de l'appareil conducteur des Phanérogames. En descendant vers la racine, chacun des fascicules criblés d'un convergent s'approche du fascicule criblé correspondant dans l'unité conductrice opposée et s'unit à lui de manière à former un arc criblé situé à distance égale des deux groupes vasculaires centripètes. Un peu plus bas, ces derniers s'approchent eux-mêmes l'un de l'autre et, le nombre de leurs éléments centripètes s'accroissant, peuvent même se rencontrer au centre de la section en formant ensemble une bande vasculaire diamétrale comprise entre les deux arcs criblés (fig. 16). On voit ainsi les deux convergents, complètement séparés au sommet de la tige hypocotylée, se rapprocher progressivement à mesure qu'on descend le long de la plantule, puis s'unir de plus en plus intimement.

On peut, par application de cette notion de convergent, proposer

pour les deux modalités principales de la disposition cruciforme les définitions suivantes :

le type *cruciforme tétrarche* est caractérisé par l'existence dans la partie hypocotylée de la plantule jeune de quatre convergents dont deux sont disposés selon le plan de symétrie des cotylédons (*convergensts médians*), les deux autres dans le plan de séparation des cotylédons (*convergensts intercotylédonaire*) ;

dans le type *diarche*, l'appareil conducteur de la plantule jeune comporte, dans la partie hypocotylée, deux *convergensts médians* seulement.

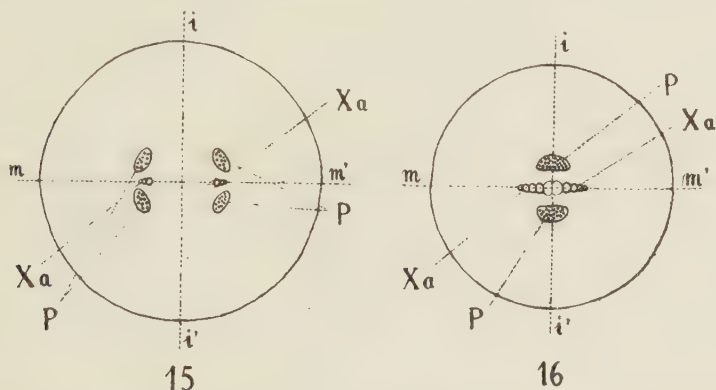


Fig. 15 et 16. — Schéma se rapportant à une plantule de Dicotylédone pourvue de deux convergensts et présentant un développement vasculaire faiblement accéléré. — Fig. 15 : coupe transversale au sommet de la tige hypocotylée ; *Xa*, *Xa*, groupes vasculaires des deux convergensts formés de vaisseaux alternés de part et d'autre desquels commencent à se différencier des vaisseaux intermédiaires représentés en pointillé ; *P*, phloème, constituant quatre fascicules (une paire pour chaque convergent). — Fig. 16 : coupe transversale dans la racine ; *Xa*, *Xa*, groupes vasculaires alternés tendant à constituer une bande diamétrale ; *P*, phloème, constituant deux arcs. — Dans les deux figures : *mm'* plan cotylédonaire médian ; *ii'* plan intercotylédonaire.

Dans toutes les espèces chez lesquelles j'ai étudié la constitution et le développement de l'appareil conducteur, la notion de convergent cadre exactement avec les faits observés : c'est pourquoi je l'ai adoptée. D'autre part, les objections qui ont été élevées contre cette conception (notamment à propos du Buis) résultent d'une interprétation inexacte des faits sur lesquels elles s'appuient (1).

(1) Je fais allusion ici à une critique formulée par BUGNON [29] et dans laquelle cet auteur envisage le cas de la plantule de *Buxus sempervirens*, d'après la description qu'en a donnée CHAUEAUD [57]. « Ou bien, dit BUGNON, il n'y a que deux convergensts dans la radicule du Buis et alors que représentent les deux faisceaux vasculaires intercotylédonaire ? Ou bien il y a quatre convergensts, et alors comment expliquer que deux d'entre eux perdent leur liber, le cédant en quelque sorte aux convergensts voisins ? De toute façon, conclut l'auteur, la notion de convergent paraît inapplicable au Buis ». Or, d'après la description de CHAUEAUD, les deux convergensts intercotylédonaire de

*
**

Afin de donner aux descriptions toute la précision nécessaire, j'appliquerai le système de notation proposé par A. DAUPHINÉ [81] pour désigner les convergents et distinguer leurs parties constitutives. Soit, par exemple, une section transversale faite dans la partie inférieure de la tigelle d'une plantule cruciforme tétrarche à développement vas-

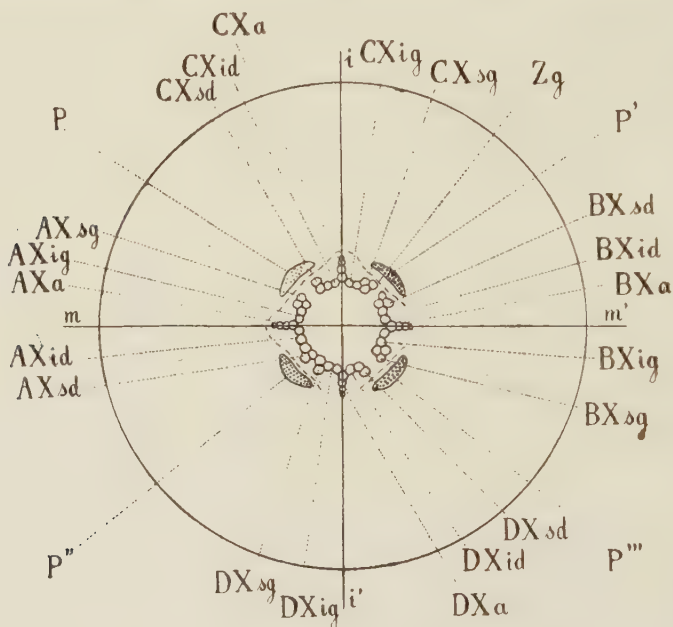


Fig. 17. — Coupe transversale schématisée de la partie inférieure de la tige hypocotylée d'une plantule cruciforme tétrarche à développement vasculaire faiblement accéléré : *P, P', P'', P'''*, groupes criblés ; *AXa, BXa*, etc. xylèmes alternes des convergents *A, B*, etc. ; *AXid, AXig, BXid, BXig*, etc. xylèmes intermédiaires droit et gauche (en supposant que l'observateur regarde le centre de la section) des convergents *A, B*, etc. ; *AXsd, AXsg, BXsd, BXsg*, etc. xylèmes superposés droit et gauche des convergents *A, B*, etc. ; *mm'*, plan cotylédonaire médian ; *ii'*, plan intercotylédonaire ; *Zg*, cloisonnements secondaires (zone génératrice libéro-ligneuse).

culaire faiblement accéléré, dont les quatre convergents sont parvenus à la phase superposée (fig. 17). Les deux convergents médians, placés à gauche et à droite de la figure, seront désignés respectivement par *A* et *B* ; les deux intercotylédonaire, situés en haut et en bas, par *C*

la plantule du Buis subissent, dans la partie supérieure de la tigelle, une accélération beaucoup plus grande que les convergents médians. Cette accélération est telle que leurs éléments alternes primitifs (criblés et vasculaires) sont complètement supprimés et que leur développement débute dans cette région par la phase superposée. Plusieurs des espèces décrites dans la première partie de ce mémoire présentent dans la tigelle une structure analogue et on pourra constater que la notion de convergent leur est parfaitement applicable.

et D. Les fascicules criblés de ces quatre convergents sont confondus deux à deux dans la région considérée, de manière à constituer quatre arcs criblés P, P', P'', P'''. Le xylème de chacun d'eux présente une portion alterne que je désignerai par AXa pour le convergent A, BXa pour le convergent B, etc. Ce xylème comprend encore : deux portions intermédiaires que j'appellerai *droite et gauche, en supposant que l'observateur se place en face de la portion alterne et regarde l'axe de la tigelle* et qui seront désignées respectivement par AXid et AXig pour le convergent A, BXid et BXig pour le convergent B, etc. : deux portions superposées également droite et gauche et qui seront appelées de même AXsd, AXsg, BXsd, BXsg, etc.

Lorsque, dans la partie supérieure de la tigelle, les deux fascicules criblés droit et gauche de chaque convergent sont isolés dans le conjonctif au lieu d'être confondus avec ceux des convergents voisins, je les désignerai respectivement par APd et APg (fascicules de phloème droit et gauche du convergent A), BPd et BPg, etc.

Telles sont les principales notations utilisées dans mes descriptions et dans mes figures. Lorsque la complication plus grande de la structure rendra nécessaire l'emploi de signes supplémentaires, la signification de ceux-ci sera indiquée au fur et à mesure.

*
**

Pour décrire l'organisation de l'appareil conducteur dans une plantule, la méthode la plus logique est évidemment de commencer par la région présentant la structure la plus primitive, c'est-à-dire habituellement la partie basilaire de la radicule, et de s'élever graduellement vers les niveaux où elle se montre de plus en plus évoluée. Cette méthode sera suivie assez fréquemment. Toutefois, son application à certaines descriptions eût allongé inutilement le texte et créé parfois des difficultés nuisibles à la clarté. Dans les cas où cette méthode ne sera pas suivie, les descriptions commenceront, en règle générale, par le niveau le plus élevé permettant de déterminer, grâce à la présence des phases initiales du développement vasculaire, le nombre et la disposition des unités conductrices. Ce niveau variera nécessairement avec l'état de développement de la plantule considérée (à cause de la résorption possible des tubes criblés et des vaisseaux les plus primitifs par suite de l'accroissement intercalaire) et avec le degré d'accélération des convergents constituant son appareil conducteur.

*
**

Mes recherches m'ont conduit à considérer la conception nouvelle introduite par CHAUEAUD en morphogénétique végétale sous le nom

de *phyllorhize* [61, 66, 68, et surtout 63] comme la plus conforme aux faits observés, au moins en ce qui concerne l'ontogénèse des plantes vasculaires actuelles qui ont été étudiées à cet égard. Parmi les objections ou les réserves formulées par divers auteurs [1, 22, 27, 28, 36, 39 et 43], celles qui pouvaient paraître les plus fondées ont fait l'objet de notes rectificatives de G. CHAUVEAUD [67 et 68], et il ne semble pas que

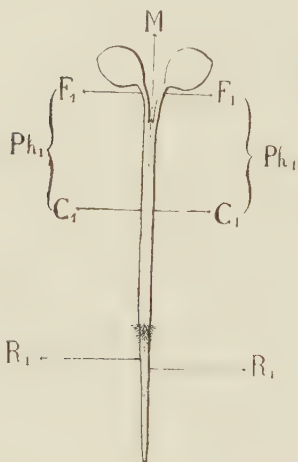


Fig. 18. — Germination épigée de Dicotylédones avant le développement des premières feuilles épicotylées; F_1 , F_1 , feuilles des deux premières phyllorhizes (cotylédons); C_1 , C_1 , caules des deux premières phyllorhizes (elles constituent par leur union longitudinale la tige hypocotylée); Ph_1 , Ph_1 , les deux phylles des deux premières phyllorhizes semblables et développées simultanément; R_1 , R_1 , les deux rhizes des deux premières phyllorhizes (elles constituent par leur union la racine); M , massif initial qui donnera les phylles ultérieures; en pointillé le plan intercotylédonaire.

de la façon suivante :

La partie aérienne ou phyllaire de la plantule est formée de deux *phylles*. Chacune de celles-ci comprend : une partie supérieure libre ou *feuille*, qui constitue le cotylédon, et une partie inférieure ou *caule*, unie longitudinalement à la caule de la phylle opposée. Par leur coalescence, ces deux caules forment la *tigelle* ou *tige hypocotylée*. Les deux phylles se continuent chacune inférieurement par une partie souterraine ou *rhize*, unie longitudinalement à la rhize opposée et constituant avec cette dernière la *radicule* (fig. 18). Chaque phylle forme, avec la rhize qui lui correspond, une *phyllorhize*. La plantule dicotylée est ainsi constituée de

(1) Je n'ai pas cru devoir retenir la théorie de la « leaf-skin » développée récemment par R. SAUNDERS [166]. Cette théorie envisage surtout les *tissus superficiels* de l'axe auxquels elle attribue une origine foliaire et ne saurait être préférée, du point de vue de l'anatomie et du développement vasculaire, à la conception de phyllorhize. (Voir aussi à propos de la leaf-skin theory: BUGNON [40]).

(2) Cf. aussi à propos de la phyllorhize: DAUPHINÉ [83], BECQUEREL [6,7], MESSERI [149].

ces critiques puissent diminuer l'intérêt et la valeur de la notion de phyllorhize. Dans les cas que j'ai examinés, cette conception me paraît être la seule permettant une interprétation satisfaisante de l'organisation de la plantule (1), et sa valeur a encore été confirmée récemment par de très intéressantes recherches expérimentales de DAUPHINÉ [86 à 89] (2).

Je rappellerai simplement ici que si l'on applique la notion d'unité morphologique ou phyllorhize à une germination épigée de Dicotylédones, considérée avant le développement des premières feuilles épicotylées, on doit interpréter sa constitution de la façon suivante :

La partie aérienne ou phyllaire de la plantule est formée de deux *phylles*. Chacune de celles-ci comprend : une partie supérieure libre ou *feuille*, qui constitue le cotylédon, et une partie inférieure ou *caule*, unie longitudinalement à la caule de la phylle opposée. Par leur coalescence, ces deux caules forment la *tigelle* ou *tige hypocotylée*. Les deux phylles se continuent chacune inférieurement par une partie souterraine ou *rhize*, unie lon-

deux phyllorhizes coalescentes par leurs caules et leurs rhizes. Entre les deux cotylédons, au sommet des caules fusionnées, existe un mamelon méristématique ou *massif initial*, reste encore indifférencié du tissu embryonnaire issu de l'œuf, et qui donnera ultérieurement de nouvelles phylles. Ce massif initial correspond au point végétatif terminal de la tige dans la nomenclature classique.

*
**

La technique employée au cours de ce travail est des plus simples. Les embryons et plantules des espèces étudiées ont été coupées transversalement, et parfois aussi longitudinalement, soit au microtome Minot après inclusion à la paraffine, soit à l'aide d'un microtome à main. Les fixateurs employés ont été l'alcool à 95° ou le picroformol acétique de Bouin. Les principaux colorants utilisés sont les suivants : brun Bismarck, hématoxyline de Heidenhain, fuchsine acide d'Altman, fuchsine ammoniacale et carmino-vert de Mirande (ces deux derniers colorants pour les coupes à la main seulement). La plupart des dessins de détail ont été exécutés d'après des coupes effectuées à l'aide du microtome à main.

*
**

J'ai divisé ce travail en trois parties. La première aura pour objet l'examen de la structure normale de la plantule dans une série d'espèces montrant diverses modalités de la disposition cruciforme, et l'étude des relations que l'on peut établir entre ces différentes manières d'être.

La deuxième partie sera spécialement consacrée à l'analyse du mécanisme selon lequel s'accomplissent les principales modifications de structure décrites dans la première. Cette étude nécessitera l'examen de plantules normales et anormales. Elle me fournira l'occasion de discuter à nouveau la valeur de la théorie du raccord.

Enfin, j'étudierai, dans la troisième partie, les principaux types d'anomalie qui peuvent affecter la disposition cruciforme, leurs relations entre eux et avec le type spécifique normal.

J'indiquerai au cours de chaque partie les références bibliographiques se rapportant spécialement au sujet traité.

*
**

Le présent travail a été commencé à Paris, au Laboratoire d'Embryologie et d'Organographie végétales de l'Ecole des Hautes Etudes, dirigé alors par M. Gustave CHAUVEAUD, et poursuivi pendant ces trois

dernières années au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Lyon. J'ai contracté une grande dette de gratitude envers M. G. CHAUVEAUD, tant pour l'accueil très bienveillant que j'ai reçu dans son Laboratoire des Hautes-Etudes que pour les connaissances fondamentales qu'il m'a enseignées et qui ont été constamment utilisées dans ce mémoire. Je tiens aussi à remercier tout spécialement M. A. DAUPHINÉ, successeur de M. CHAUVEAUD à l'Ecole des Hautes-Etudes et à la Sorbonne ; c'est à lui surtout que je dois mon initiation aux conceptions nouvelles qui méritent de servir désormais de base à l'anatomie végétale, et j'ai mis largement à contribution sa haute compétence jusqu'à l'achèvement de ce travail. Par ses conseils éclairés et ses justes critiques, M. DAUPHINÉ a été constamment pour moi un guide très bienveillant et très sûr. Qu'il trouve ici l'assurance de mon affectueuse et bien vive gratitude !

Je remplis le plus agréable des devoirs en exprimant également ma respectueuse et profonde reconnaissance à mon premier Maître, M. le Professeur BEAUVERIE, pour l'intérêt qu'il a bien voulu prendre à ce travail, pour ses observations et ses conseils précieux, pour les renseignements bibliographiques qu'il m'a communiqués, et aussi la facilité qu'il m'a donnée de mener à bien mes recherches en me choisissant pour être son assistant.

Je remercie très vivement M. le Professeur VIGUIER de la confiance qu'il me témoigne et du précieux avantage moral et matériel dont il me fait bénéficier en consentant à publier ce mémoire dans les « Archives de Botanique ». Je dois également des remerciements à M. le Doyen MOLLIARD, Membre de l'Institut, qui a bien voulu accepter pour la « Revue générale de Botanique » un article où se trouvaient résumés quelques-uns des résultats essentiels du présent travail. Je suis heureux d'exprimer aussi ma gratitude au Conseil de la Faculté des Sciences de Paris, qui m'a attribué une bourse de la Fondation Commercey.

Je suis très reconnaissant à M. le Professeur R. DOUX de l'intérêt qu'il a pris à mes recherches et des observations critiques qu'il a bien voulu me faire sur certains points traités dans ce mémoire.

Je remercie vivement M. FAUCHERON, Directeur des cultures de la ville de Lyon, de la complaisance avec laquelle il a bien voulu me faire délivrer par les services du Jardin Botanique du Parc de la Tête d'Or des semences de diverses espèces et d'intéressantes germinations anormales qui sont pour la plupart étudiées plus loin. Je remercie également M. MOURIER DES GAYETS, Chef des Travaux de Botanique à la Faculté des Sciences de Lyon, qui a suivi avec intérêt et sympathie la préparation de ce mémoire.

Avant d'aborder la partie originale de ce travail, j'adresse un hommage d'affectueuse reconnaissance à la mémoire du regretté Marcel DENIS, Assistant de Botanique à la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand. C'est sur son conseil que j'ai adopté, comme premier sujet de recherches, une question d'anatomie végétale, et il a bien voulu me marquer à maintes reprises, par ses conseils éclairés et ses précieux encouragements, l'intérêt qu'il prenait à mon travail.

PREMIÈRE PARTIE

LES PRINCIPALES MODALITÉS DE LA DISPOSITION CRUCIFORME LEURS VARIATIONS

Introduction

Toutes les plantules décrites au cours de cette première partie présentent une structure anatomique normale, et leur morphologie externe est conforme au type habituel des germinations épigées de Dicotylédones. Dans plusieurs des espèces étudiées, j'ai observé quelques variations dans la disposition de l'appareil conducteur, mais celles-ci ne paraissent pas pouvoir être considérées comme tératologiques. Ces variations seront d'ailleurs minutieusement décrites, car elles permettent quelquefois d'établir dans la même espèce une série continue de types de structure habituellement réalisés chez des espèces différentes.

Cette étude commence par la description des types de structure les plus complexes et s'achève par celle des plus simples. Il peut paraître au premier abord que le plan inverse eût été plus justifié ; j'espère montrer cependant que l'ordre adopté est seul conforme à l'interprétation correcte des faits.

J'étudie d'abord des espèces dont la plantule est habituellement construite sur le type cruciforme tétrarche (*Impatiens Balsamina* L., *Echinops Ritro* L., *Ambrosia tenuifolia* Sprengel). Je décris ensuite des plantules diarches possédant, en plus des deux convergents médians, deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaux qui présentent d'emblée la disposition superposée sur tout leur parcours (*Dimorphothera pluvialis* Moench, *Crupina vulgaris* Cass., *Centaurea crocodylium* L., *Centrophyllum lanatum* DC., *Cnicus benedictus* L., etc.). J'examine enfin le cas de certaines espèces où ces deux groupes cribro-vasculaires présentent dans la tigelle une réduction variable avec les individus et pouvant aller jusqu'à la suppression complète (*Raphanus sativus* L.,

etc.) ; dans la dernière espèce étudiée (*Centranthus ruber* DC.) et chez beaucoup d'autres Dicotylédones leur absence paraît constante.

Plusieurs des espèces étudiées ont déjà été décrites par divers anatomistes. Je me bornerai, pour ces espèces, à résumer les descriptions antérieures en les complétant et en les rectifiant s'il y a lieu. Les auteurs de ces descriptions avaient d'ailleurs un but différent et certains d'entre eux s'inspiraient d'une conception erronée du développement vasculaire.

Le principal objet de cette série de descriptions est de *montrer, par l'analyse de l'ontogénèse vasculaire dans chaque type de structure, le processus qui conduit graduellement de l'organisation cruciforme tétrarche la plus parfaite à l'organisation diarche la plus simple.*

Le passage de la structure tétrarche à la structure diarche et la signification phylogénique que peuvent avoir ces deux types ont déjà préoccupé divers auteurs. Il y a lieu de rappeler ici les résultats les plus importants obtenus à cet égard.

Dans un travail déjà ancien [173], E. N. THOMAS signale l'existence de formes intermédiaires entre les types tétrarche et diarche chez *Liriodendron tulipifera*, *Clematis Hendersoni* et quelques Composées qu'elle ne nomme pas. Chez ces espèces, « les faisceaux latéraux cotylédonaux pénètrent dans la tigelle, se fusionnent avec les faisceaux correspondant du cotylédon opposé et commencent à prendre la structure de racine mais finalement disparaissent, de sorte que la racine est diarche ».

Dans le même mémoire, E. N. THOMAS, développant une note antérieure publiée en collaboration avec TANSLEY [172], discute la question de l'évolution phylogénique de la structure des plantules et se rallie à l'hypothèse selon laquelle le type tétrarche est primitif et a donné naissance par réduction au type diarche. Parmi les arguments qu'elle invoque à l'appui de cette opinion, je citerai les suivants qui sont tirés de l'anatomie des Dicotylédones : 1° Il paraît plus facile de concevoir la dérivation de toutes les modifications observées à partir d'une forme tétrarche qu'à partir d'une forme diarche. Cette dernière est généralement associée à des caractères extrêmement définis et constants « qui suggèrent une rigidité défavorable à l'évolution de nouvelles formes », tandis que le type tétrarche donne au contraire « une impression de plasticité et de variabilité » et paraît se prêter davantage à la dérivation des modifications observées. 2° Chez les espèces à structure intermédiaire (*Liriodendron tulipifera*, *Clematis Hendersoni* et quelques Composées) la « tendance très abortive » (*very abortive*

attempt) à la formation de deux xylèmes alternes intercotylédonaire ne paraît pas constituer un avantage fonctionnel ; il semblerait peu plausible de la regarder comme un acheminement du type diarche vers le type tétrarche. Au contraire, l'existence de ces rudiments de xylème alterne intercotylédonaire se comprend aisément si on les considère comme des vestiges incomplètement éliminés d'un état tétrarche ancestral. 3° Lorsque, dans une même racine, il y a passage de l'un des types à l'autre, c'est toujours la région basilaire, c'est-à-dire la plus primitive, qui est tétrarche, tandis que la région apicale, plus récente, est diarche.

E. SARGANT, bien connue pour sa théorie de l'origine des Monocotylédones [162, 163 et 164], partage l'avis de E. N. THOMAS et regarde la disposition tétrarche comme primitive également dans ce groupe [165].

Dans un mémoire sur les Légumineuses, R. COMPTON [71] observe que la disposition tétrarche stable est réalisée typiquement dans des germinations de grande taille issues de graines volumineuses. La disposition diarche est, au contraire, plus répandue chez les espèces à graines petites et à germinations grêles. Or, la production de grosses graines est corrélative de la forme arborescente (*tree-habit*) que COMPTON regarde comme plus primitive que la forme herbacée. Il en conclut que le type tétrarche stable est également, en toute probabilité, plus primitif (1). Une réduction dans le volume de la graine et le diamètre de la plantule aurait donné naissance à un type tétrarche instable et finalement à la structure diarche.

HILL et DE FRAINE [118] critiquent l'hypothèse accordant au type tétrarche la priorité phylogénique par rapport au type diarche et développent des arguments favorables à la supposition contraire. Tant que l'on ne connaîtra pas plus exactement l'influence des besoins physiologiques sur la morphologie des plantules, il sera impossible, pensent-ils, de déterminer avec certitude la valeur des caractères anatomiques invoqués. Ces auteurs estiment avec COMPTON que la taille de la plantule détermine le type particulier de structure (2) : d'une façon générale, la disposition tétrarche paraît caractéristique des germinations volumineuses, tandis que le type diarche est réalisé dans des plantules plus grêles.

Dans un mémoire sur la structure des plantules chez les Composées, LEE [138] formule les conclusions suivantes : « Tous les cas

(1) Cette opinion est confirmée, en ce qui concerne les Légumineuses, par un mémoire de HOLDEN et CHESTERS [124].

(2) Il y a lieu de citer également à cet égard BOWER qui pense aussi que la taille est un facteur important de la structure (BOWER [21], cf. aussi [23]).

étudiés (environ cinquante espèces) peuvent être rapportés soit au type diarche, soit au type tétrarche, mais il existe tous les intermédiaires entre ces deux dispositions. On observe des variations dans la disposition vasculaire non seulement chez des espèces voisines, mais dans différents individus d'une même espèce (exemple : *Heliopsis laevis*). Ces variations montrent que l'anatomie de la plantule est un caractère dénué de valeur pour la détermination des affinités. L'évolution de la structure vasculaire des plantules ne paraît pas être un processus très lent : la « tétrarchie » et la « diarchie » ont probablement été interchangeées plusieurs fois au cours de l'évolution des Angiospermes ; les facteurs physiologiques ne semblent pas suffire à expliquer la structure des germinations : il y a de nombreuses exceptions à la règle selon laquelle la taille de la plantule est en corrélation avec le type de structure ».

E. N. THOMAS, dans un nouveau mémoire [174], décrit les différentes dispositions de l'appareil conducteur réalisées chez les Ranales, Rhoadales et Rosales. Elle indique, pour certaines espèces, l'existence de variations individuelles qui ne sont en corrélation avec aucune modification de la taille de la plantule : chez *Pirus communis*, par exemple, la structure est heptarche, hexarche, ou cruciforme tétrarche, selon les individus. E. N. THOMAS discute ensuite les conclusions des auteurs précédents et termine par les remarques suivantes : « D'après nos connaissances sur les Spermaphytes les plus primitifs, vivants et fossiles, le Spermaphyte ancestral était probablement une plante robuste produisant des graines volumineuses. Ceci incline à penser que non seulement la disposition tétrarche est probablement assez primitive, mais qu'elle dérive peut-être elle-même d'un type plus complexe comme celui qui existe chez quelques formes de *Pirus*, *Laurus nobilis* et certaines *Amentiferae*. Plusieurs auteurs ont décidé que l'anatomie de la plantule ne présente aucune importance phylogénique ; par là ils veulent dire sans doute qu'elle ne fournit point de caractères taxonomiques tranchés. Les faits sur lesquels ils ont porté leur attention, à savoir les phénomènes du *passage* et particulièrement la polarité de la racine sont incapables en effet de fournir de telles indications ; mais il y a de petits caractères indicatifs de parenté qui, soumis à une analyse attentive, peuvent se révéler de quelque importance taxonomique. Le but phylogénétique des travaux récents doit être élargi et les résultats déjà obtenus justifient les espoirs des premiers chercheurs ».

DAVEY [90] étudie la structure de la plantule chez quelques espèces

d'*Amentiferac* présentant les dispositions suivantes : diagonale octarche, diagonale tétrarche, octarche, hexarche, cruciforme tétrarche et diarche.

E. N. THOMAS, dans une note plus récente [175], maintient que la structure vasculaire alterne de l'hypocotyle est un caractère primitif ayant probablement une signification phylogénique. Cette opinion est en désaccord avec celle de BUGNON [29, 32 et 42] ; pour ce dernier auteur, les appareils conducteurs cotylédonaire et radical sont fondamentalement distincts et les conditions dans lesquelles s'effectue leur raccord à travers la tigelle expliquent suffisamment l'organisation libéro-ligneuse de cette partie de la plantule ; il lui paraît donc illusoire de rapporter certains traits de cette organisation à des vestiges d'une structure ancestrale.

D. BEXON [12] étudie les variations que présentent les phénomènes du *passage* chez *Althaea rosea*. Dans cette espèce, la structure de la plantule dicotylée est habituellement cruciforme tétrarche. Certains individus offrent cependant une disposition pentarche due à l'une des causes suivantes : indépendance des faisceaux latéraux cotylédonaire d'un même côté dans la tigelle et la racine ; développement d'un pôle accessoire dans le plan diagonal ; bifurcation d'un pôle de racine dans le plan médian ; indépendance des faisceaux latéraux combinée à l'absence de l'un des pôles médians. Quelques plantules dicotyles montrent une structure hexarche résultant de l'indépendance des faisceaux latéraux quelquefois combinée avec l'existence d'un pôle accessoire. L'auteur observe au sujet de ces variations : « Si la tendance au développement d'une disposition pentarche ou hexarche doit être interprétée comme rappelant une structure hexarche ancestrale, il faut considérer le genre *Althaea* comme ayant conservé un caractère qui a été supprimé dans des genres alliés tels que *Gossypium*, *Malva*, *Malope*, *Lavatera* et *Hibiscus*, où la structure est normalement tétrarche. La grande variabilité observée dans le mode selon lequel s'établissent les structures hexarche et pentarche semblent toutefois en désaccord avec l'hypothèse d'une survivance ancestrale ». BEXON s'accorde avec THOMAS pour juger inacceptable la théorie soutenue par BUGNON, d'après laquelle les systèmes conducteurs cotylédonaire et radicaire doivent être regardés comme fondamentalement distincts.

HOLDEN et CLARKE [125] décrivent la structure des plantules de *Tilia vulgaris* et ses variations (1). Quoique cette structure soit le plus

(1) Dans les mémoires [12] et [125], BEXON, HOLDEN et CLARKE décrivent également des germinations anormales (polycotyles et syncotyles) dont la structure présentait des modifications corrélatives de ces anomalies. Je ne rappelle dans ce bref exposé bibliographique que les principaux résultats relatifs à la structure des plantules normales. Les références concernant les germinations tératologiques seront indiquées plus loin.

souvent tétrarche dans la plantule normale, il existe des cas où elle est triarche ou pentarche. Ces variations affectent les groupes vasculaires correspondant aux nervures latérales des cotylédons. « Un fait qui émerge plus ou moins clairement, remarquent les auteurs, c'est que les différences observées dans l'anatomie des plantules sont dues non à l'existence d'un grand nombre de types fondamentalement distincts, mais plutôt au comportement variable des unités constitutives d'un groupement commun de faisceaux vasculaires... Quoique un travail considérable ait été fait sur l'anatomie des germinations, observent-ils encore, il n'a pas apporté d'information clairement définie sur la phylogénie. Toutefois, de nombreux résultats intéressants ont été obtenus, et il est raisonnable de penser que l'étude ultérieure des plantules permettra une conception satisfaisante des faits qui caractérisaient les types ancestraux ».

Il est à remarquer que les auteurs que je viens de citer n'ont pas tenu compte dans leurs descriptions des indications qui nous sont actuellement fournies par la connaissance de l'évolution vasculaire et des phénomènes d'accélération embryogénique. C'est à la lumière de ces données nouvelles que je me propose de reprendre l'étude comparée des principaux types de structure de la plantule dicotylée et que j'essaierai d'apprécier la valeur phylogénique qu'il convient de leur attribuer.

CHAPITRE I

Exemple de structure tétrarche chez *Impatiens Balsamina* L.

Le genre *Impatiens* est probablement l'un de ceux dont l'embryon et la germination ont été le plus souvent étudiés du point de vue ana-

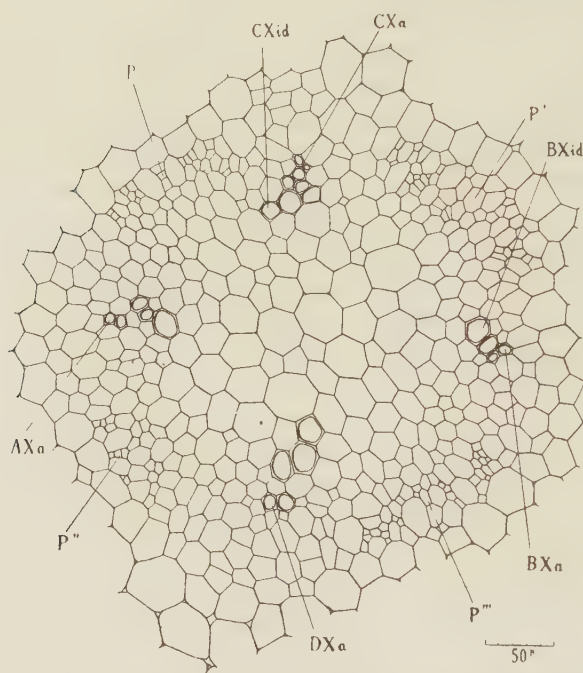


Fig. 19. — *Impatiens Balsamina*. — Région basilaire de la tige hypocotylée; cylindre central: AXa, BXa, groupes xylémiques alternés des convergents médians: CXa, DXa, groupes xylémiques alternés des convergents intercotylédonaire; BXid et CXid, xylème intermédiaire droit des convergents B et C. (on suppose pour déterminer la droite et la gauche, que l'observateur se place en face de la portion vasculaire alterne du convergent et regarde le centre de la coupe); P, P', P'', P''', groupes criblés.

tomique. Dans des travaux déjà anciens, divers auteurs (notamment REINKE [160], FLAHAULT [96], BEYSE [13], GÉRARD [99], KLEBS [136], HEINRICHER [110], BRUNOTTE [24], Mc CLATCHIE [148]) ont traité, spécialement ou accidentellement, de diverses espèces de ce genre. Parmi les tra-

vaux plus récents, il y a lieu de mentionner la description très exacte que donne CHAUVEAUD [57] de la plantule de *I. Balsamina* L., l'excellente monographie publiée par MAILLEFER [146] sur *I. Roylei* Walp., enfin les études consacrées aux germinations anormales de cette dernière espèce par HOLDEN et DANIELS [121 et 122].

J'ai moi-même examiné quelques plantules de *I. Balsamina* L., espèce qui me paraît constituer un excellent point de départ pour l'étude du type cruciforme tétrarche et de ses modifications. Je me

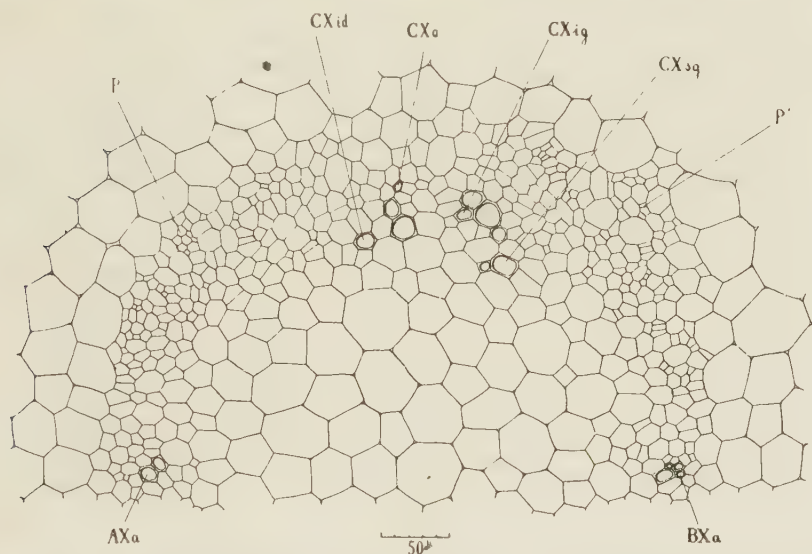


Fig. 20. — *Impatiens Balsamina*. — Partie supérieure de la tige hypocotylée (près du sommet); CXig, xylème intermédiaire gauche du convergent C; CXsg, xylème superposé gauche du même; pour les autres indications voir figure précédente.

bornerai, pour cette espèce, à résumer la description donnée par G. CHAUVEAUD en ajoutant quelques indications de détail sur le mécanisme de l'accélération basifuge dans les deux unités conductrices intercotylédonaires.

Du sommet de la tigelle au sommet de la radicule, la plantule présente quatre convergents unis par leurs phloèmes et dont les xylèmes alternes (AXa, BXa, CXa, DXa, fig. 19) offrent un développement sensiblement égal. Deux des convergents sont disposés selon le plan médian des cotylédons dont ils constituent les nervures médianes. Les deux autres sont placés dans le plan intercotylédonaire; leurs ailes divergent à droite et à gauche de celui-ci vers le sommet de la tigelle et se continuent dans les nervures latérales des cotylédons. On observe ordinairement à la base de la radicule, vis-à-vis des quatre

pôles xylémiques, un verticille de quatre radicelles qui apparaissent de très bonne heure.

Le développement des deux convergents médians (A et B, fig. 20) présente une faible accélération basifuge. Dans chacun d'eux, le xylème primitif est représenté sur toute la longueur de la racicule et de la tige hypocotylée et même dans la région basilaire des cotylédons. Plus haut, le développement de leur xylème débute par des éléments superposés.

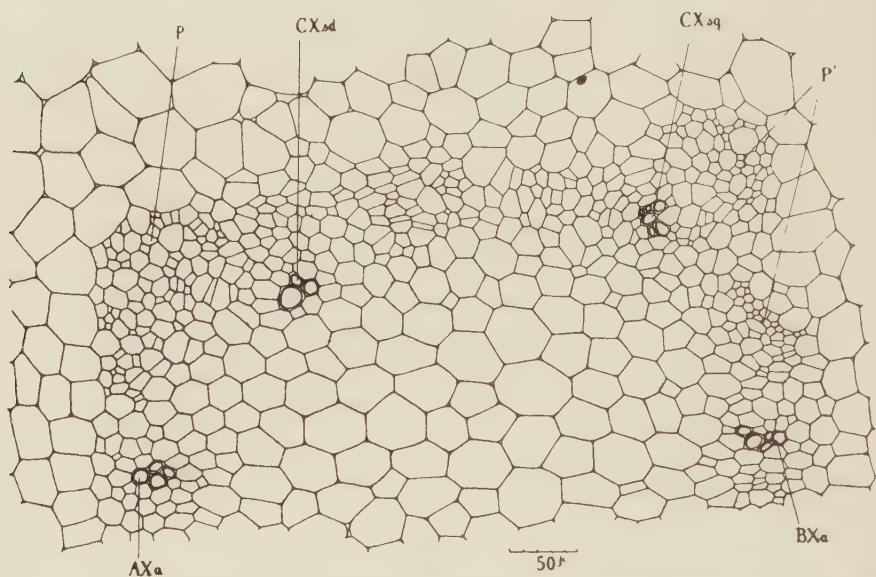


Fig. 21. — *Impatiens Balsamina*. — Sommet de la tige hypocotylée : CXsd et CXsg, groupes xylémiques superposés droit et gauche du convergent C.

Les deux convergents intercotylédonaire (C et D) subissent une accélération basifuge un peu plus rapide. Dans la partie supérieure de la tige hypocotylée, leur xylème alterne (par exemple CXa, fig. 20) se réduit très rapidement ; au sommet (fig. 21), il est complètement supprimé. Cette réduction du xylème alterne est accompagnée de la différenciation précoce, de part et d'autre de la direction centripète primitive, de deux groupes de vaisseaux intermédiaires (CXid, CXig, fig. 20). A ces derniers, font suite plus haut deux groupes de vaisseaux superposés qui se dirigent obliquement à droite et à gauche du plan intercotylédonaire et s'écartent ainsi de plus en plus de celui-ci à mesure que l'on s'approche du sommet de la tigelle (exemple CXsd et CXsg, fig. 21). A ce niveau, les convergents intercotylédonaire sont donc représentés chacun par deux ailes cribro-vasculaires largement

séparées. Celles-ci constituent plus haut les nervures latérales des cotylédons. Vers le milieu du conjonctif compris entre ces ailes libéro-ligneuses des convergents C et D, se différencient ultérieurement les traces médianes des deux premières feuilles épicotylées dont le plan de symétrie coïncide à peu près avec le plan intercotylédonaire.

Le fait essentiel à remarquer pour la suite de cette étude, dans l'organisation de la *Balsamine*, c'est que les quatre unités conductrices de la plantule présentent un développement semblable sur toute la longueur de la radicule et de la tigelle, sauf vers le sommet de cette dernière où les convergents intercotylédonaires subissent une accélération un peu plus grande que les deux autres. Cette exagération de l'accélération basifuge dans les convergents intercotylédonaires au voisinage du sommet de la tige hypocotylée, paraît être un fait très général chez les plantules du type cruciforme tétrarche, mais comme on le verra dans les exemples qui sont suivis, la disposition des éléments criblés et vasculaires qui en résulte n'est pas identique dans tous les cas.

CHAPITRE II

Passage de la structure tétrarche à la structure diarche

chez *Echinops Ritro* L.



Fig. 22. — *Echinops Ritro* L. — Plantule jeune.

Morphologie externe. — La plantule de l'*Echinops Ritro* L. (fig. 22) présente deux cotylédons allongés, arrondis au sommet, à limbe sessile, un peu convexes à la face inférieure, à peu près plans à la face supérieure. Chacun d'eux présente toujours au moins trois nervures principales qui se montrent séparées dès la base, mais ne deviennent bien visibles qu'après le verdissement des cotylédons : une médiane puissante et deux latérales plus grêles. On peut observer, en outre, deux faibles nervures marginales également séparées dès la base, mais dont l'existence n'est pas constante. Ces cotylédons sont soudés sur une très faible longueur par leurs deux bords dans leur région basilaire. Le tube très court ainsi constitué enveloppe les ébauches des deux premières feuilles épicotylées, disposées en croix avec les cotylédons ; celles-ci circonscrivent elles-mêmes le cône végétatif.

Au stade très jeune considéré ici (plantule de 15 mm. environ), la tigelle, assez épaisse, est relativement courte. Elle n'est pas régulièrement cylindrique sur toute sa longueur : on observe en effet, à sa base, une dilatation annulaire très nette qui surmonte immédiatement la zone pilifère et accentue ainsi la délimitation avec la

(1) Graines fournies par les Jardins Botaniques de Lyon (Parc de la Tête d'Or) et de Montpellier.

(2) Comme le remarque LENOIR [139], on ne peut faire appel que dans une faible mesure aux caractères de la morphologie externe des plantules pour apprécier exactement les stades de croissance. Plusieurs germinations d'une même espèce ayant des caractères extérieurs semblables « ou au moins tels que l'œil ne peut saisir de différences sensibles » pourront différer plus ou moins, les unes des autres par la structure anatomique, principalement par l'état de développement de l'appareil conducteur. De même on ne peut invoquer sans réserve le nombre de jours de germination : « une plantule ayant un ou deux jours de germination de plus qu'une autre pourra se présenter au point de vue anatomique comme moins avancée que cette dernière ». C'est pourquoi il ne m'a pas paru utile, dans les descriptions qui suivent, d'indiquer pour chaque cas l'âge de la plantule et les dimensions de ses différentes parties, le seul critérium qui permette de déterminer avec précision l'état du développement résidant dans la structure anatomique.

radicule. Celle-ci, nettement conique, montre dès sa base une épaisseur plus faible que la tige hypocotylée.

Cette description s'applique exactement aux trois premières plantules décrites ci-dessous (A, B, C) qui ont été fixées au même stade de leur développement. La tigelle est cependant légèrement plus grêle

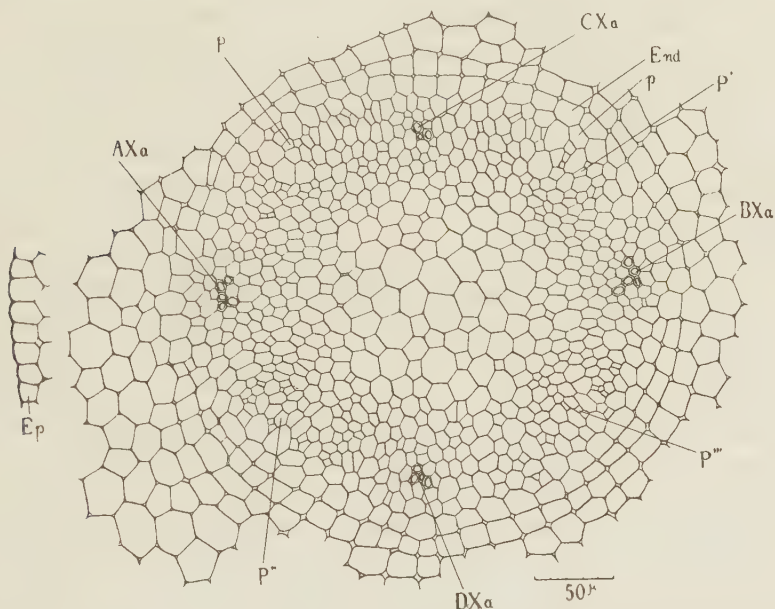


Fig. 23 — *Echinops Ritro*, plantule A. — Coupe transversale dans la région basilaire de la tige hypocotylée ; P, P', P'', P''', groupes criblés ; AXa et BXa, groupes vasculaires alternes médians ; CXa et DXa, groupes vasculaires alternes intercotylédaire ; End, endoderme ; P, péricycle ; Ép, épiderme.

chez les individus B et C que dans la plantule A. Les différences que présentent ces trois germinations dans leur structure anatomique ne sont accompagnées d'aucune autre modification appréciable dans la morphologie externe. La plantule D, légèrement plus âgée, montre une taille plus grande et une différenciation plus avancée des deux premières feuilles épicotylées.

Plantule A. — Une section transversale faite dans la région basilaire de la tigelle (fig. 23) montre une région centrale à peu près cylindrique délimitée extérieurement par un endoderme très net (End.). A la périphérie de ce cylindre central, sont disposés quatre groupes criblés centripètes équidistants (P, P', P'', P'''). Dans le milieu des espaces compris entre eux se trouvent quatre groupes vasculaires alternes à peu près également développés. Ceux-ci sont situés respectivement deux dans

le plan médian (ANa et BNa) et deux dans le plan intercotylédonaire (CNa et DNa). Les quatre groupes criblés sont coupés en leur milieu par les bissectrices des angles formés par l'intersection de ces deux plans. Entre les éléments les plus externes de chaque groupe vasculaire et l'endoderme, on observe deux assises de conjonctif péricyclique. Le nombre des vaisseaux est légèrement plus faible dans les deux groupes xyléniques intercotylédonaire que dans les deux groupes médians. Ces vaisseaux appartiennent à peu près tous à la phase alterne : c'est à peine si les plus récents d'entre eux peuvent être considérés comme marquant le début du stade intermédiaire. Entre les éléments criblés et vasculaires les plus récents on ne voit pas encore de cloisons secondaires. Le centre de la section est occupé par un conjonctif médullaire à larges éléments.

L'endoderme (End.), facilement reconnaissable grâce à sa grande régularité, se montre dépourvu de cadres subérisés. Le reste de l'écorce se subdivise en deux régions : un parenchyme cortical interne mince formé d'assises régulières dont les cellules, radialement superposées à celles de l'endoderme, laissent subsister entre elles de petits méats quadrangulaires ; un parenchyme cortical externe beaucoup plus épais, dépourvu de régularité et limité par un épiderme très faiblement cutinisé.

Dans les coupes transversales faites au-dessous du niveau qui vient d'être étudié, on voit les deux groupes xyléniques intercotylédonaire se réduire progressivement puis disparaître. A une faible distance de la base radiculaire (fig. 24), le groupe vasculaire DXa est complètement supprimé : les éléments situés dans la position correspondante sont tous à l'état de conjonctif. Le groupe CNa est réduit à un seul vaisseau. Celui-ci est séparé de l'endoderme par quatre cellules de conjonctif péricyclique : les éléments vasculaires qui se sont éteints sont donc les plus externes et par conséquent les plus primitifs. Les xylèmes AXa et BXa et les quatre groupes criblés présentent la même disposition que dans la région basilaire de la tigelle. L'écorce, abstraction faite de la substitution de l'assise pilifère à l'épiderme, offre la même structure que dans la coupe précédente.

Plus bas encore dans la radicule (fig. 25), le xylème CNa que nous venons de voir déjà réduit à un seul vaisseau, est à son tour supprimé, et les quatre groupes criblés se sont complètement fusionnés en deux paires dans le plan intercotylédonaire, constituant ainsi deux arcs de phloème assez larges (PP' et P''P''') alternant avec les deux xylèmes médians AXa et BXa. Au-dessous de ce niveau, cette structure se maintient dans ses traits essentiels tout le long de la racine.

Examinons maintenant les modifications que subit la structure décrite dans la région inférieure de la tigelle lorsqu'on s'élève vers le nœud cotylédonaire.

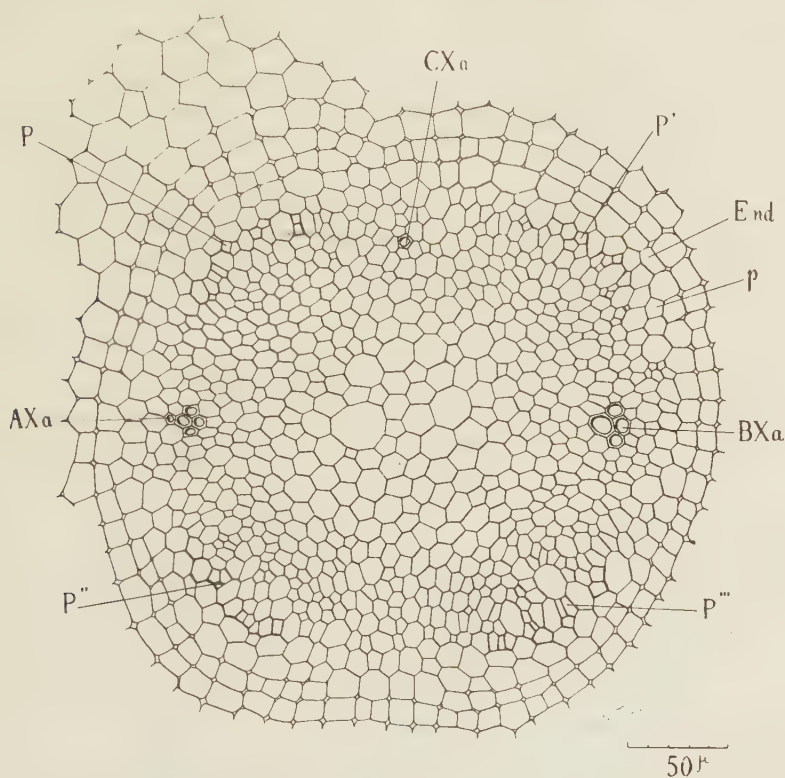


Fig. 24. — *Echinops Ritro*, plantule A. — Racine (près de la base).

Chacun des quatre cordons de phloème représentés dans la figure 23 se continue dans la partie supérieure de la tige hypocotylée par deux fascicules criblés qui subissent une légère flexion vers l'extérieur et se montrent ainsi de plus en plus éloignés l'un de l'autre à mesure qu'on s'approche du nœud cotylédonaire. Les quatre groupes vasculaires se poursuivent le long de la tigelle en conservant leur situation respective dans le plan médian et le plan intercotylédonaire. Eux aussi s'infléchissent légèrement vers l'extérieur au voisinage de la base des cotylédons. Leur développement subit une accélération basifuge progressive. Celle-ci est bien accusée pour les deux xylèmes intercotylédonaire, très légère au contraire pour les deux xylèmes médians.

Tous ces faits sont faciles à constater par l'examen de la figure 26 qui montre la structure réalisée à proximité du sommet de la tigelle.

Le phloème constitue huit fascicules (APd, APg, BPd, etc.), continuant

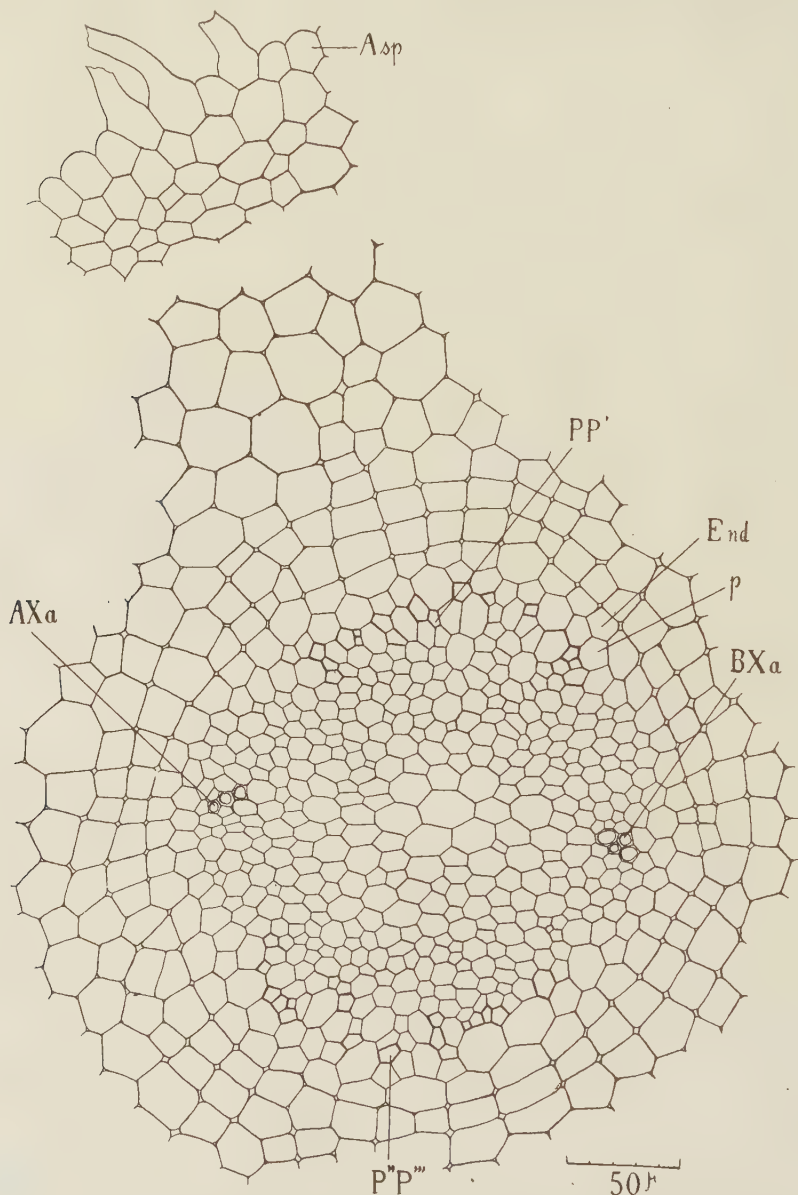


Fig. 25. — *Echinops Ritro*, plantule A. — Racine (niveau un peu plus éloigné de la base que celui de la fig. 24) ; *Asp.* assise pilifère.

deux par deux les quatre groupes criblés de la partie inférieure de la tige hypocotylée et disposés par paires à droite et à gauche des groupes

vasculaires. A ce niveau, les quatre convergents de la plantule sont ainsi nettement séparés. Le conjonctif médullaire est beaucoup plus large qu'à la base de la tigelle. L'endoderme n'est bien distinct que

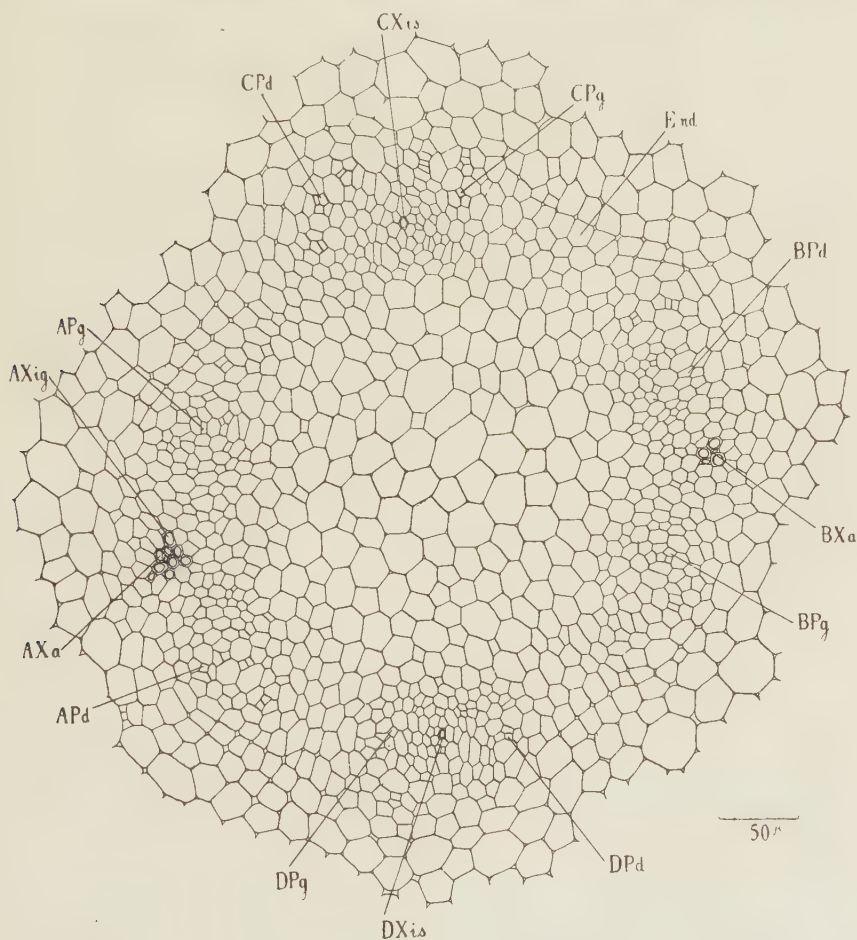


Fig. 26. — *Echinops Ritro*, plantule A. — Partie supérieure de la tige hypocotylée (près du sommet); **AP_d**, **AP_g**, fascicules criblés droit et gauche du convergent A; **BP_d**, **BP_g**, fascicules criblés droit et gauche du convergent B; **Id** pour les fascicules criblés **CP_d** et **CP_g**, **DP_d** et **DP_g** des convergents C et D; **AX_{ig}**, xylème intermédiaire gauche du convergent A; **CX₁₂** et **DX₁₂**, vaisseaux appartenant aux convergents C et D et correspondant au stade intermédiaire ou au début de la phase superposée.

vis-à-vis des rayons médullaires assez larges compris entre les quatre unités conductrices. Celles-ci montrent un degré d'accélération très inégal. Les xylèmes des deux convergents médians A et B sont formés exclusivement de vaisseaux alternes et intermédiaires; leurs fascicules criblés sont largement séparés dans le plan de symétrie; leur degré

d'accélération est donc très faible. Les fascicules de phloème des deux convergents C et D se montrent au contraire très rapprochés : leurs bords ne sont séparés dans le plan intercotylédonaire que par trois ou quatre cellules de conjonctif. Le xylème de chacun d'eux est réduit à un seul vaisseau (CXis, DXis, situé très profondément entre les deux fascicules criblés et dont la différenciation commence à peine. Ce

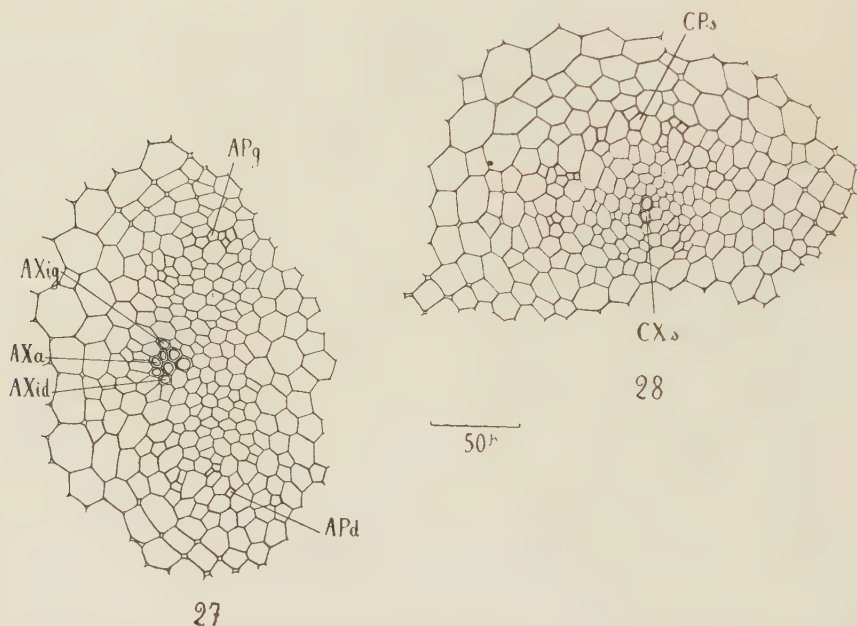


Fig. 27 et 28. — *Echinops Ritro*, plantule A. — Dessins de détail des convergents A et C au sommet de la tige hypocotylée : AXig, xylème intermédiaire gauche du convergent A ; CPs, phloème superposé du convergent C ; CXs, xylème superposé du convergent C.

vaisseau est ainsi d'origine plus récente que les vaisseaux intermédiaires déjà bien différenciés des unités conductrices médianes : sa situation par rapport au phloème et le caractère tardif de sa différenciation montrent qu'il correspond au stade intermédiaire ou au début de la phase superposée. L'accélération basifuge est par conséquent plus accusée à ce niveau dans les convergents intercotylédonaire que dans les convergents médians (Cf. TRONCHET [184]).

Cette différence d'accélération est encore plus manifeste dans les coupes transversales les plus proches du sommet de la tige hypocotylée. Les fig. 27 et 28 représentent le détail d'un convergent médian (A) et d'un convergent intercotylédonaire (C) immédiatement au-dessous du nœud. Le xylème du convergent A (fig. 27) est encore exclusivement

formé à ce niveau de vaisseaux alternes (AXa) et de vaisseaux intermédiaires (AXid, AXig) ; ses deux fascicules criblés (APd, APg) sont toujours largement séparés. Dans le convergent C au contraire (fig. 28), les deux fascicules criblés sont complètement unis dans le plan intercotylédonaire en un seul arc de phloème (CPs) et le xylème est uniquement formé de deux vaisseaux superposés (CXs) dont la différenciation paraît encore incomplète.

Il y a donc au sommet de la tigelle, chez l'*Echinops Ritro* comme chez la Balsamine, une exagération marquée de l'accélération basifuge dans le développement des convergents intercotylédonaire, mais leur xylème superposé, différencié d'emblée à ce niveau, forme un groupe simple au lieu de deux ailes divergentes. Cette différence de disposition est intéressante, car elle constitue un acheminement vers le mode d'organisation qui sera étudié plus loin à propos du *Dimorphotheca pluvialis* Moench et autres espèces construites sur le même type.

Au niveau du nœud cotylédonaire, les deux unités conductrices médianes continuent leur trajet vertical en s'infléchissant légèrement vers l'extérieur de manière à constituer les nervures médianes des cotylédons. Chacun des deux groupes libéro-ligneux qui représentent à ce niveau les convergents intercotylédonaire s'infléchit très fortement vers l'extérieur et se divise aussitôt en trois branches : deux d'entre elles, situées de part et d'autre du plan intercotylédonaire, se relèvent verticalement dans le limbe des cotylédons où elles constituent deux nervures latérales (fig. 29) ; la branche moyenne, disposée selon le plan intercotylédonaire, se bifurque et chacune des deux ramifications ainsi constituées se poursuit verticalement dans la base du cotylédon correspondant où elle forme une nervure marginale (nm, fig. 29). Chaque cotylédon possède donc à sa base cinq nervures : une médiane, deux latérales et deux marginales. Ces deux dernières dont la différenciation est plus tardive sont encore à l'état de cordon procambial ; leur présence, comme on le verra plus loin, n'est pas constante.

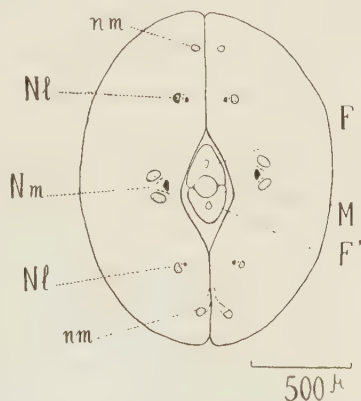


Fig. 29 — *Echinops Ritro*, plantule A.
— Coupe transversale dans la région basilaire des cotylédons ; Nm, nervure médiane ; Nl, nervures latérales et nm, nervures marginales des cotylédons ; F, F', premières feuilles épicotylées ; M, massif initial.

Le convergent constituant la nervure médiane s'accélère très rapidement dans cette région. A la base du limbe cotylédonaire, ses deux fascicules criblés (APd et APg, fig. 30) sont beaucoup plus rapprochés

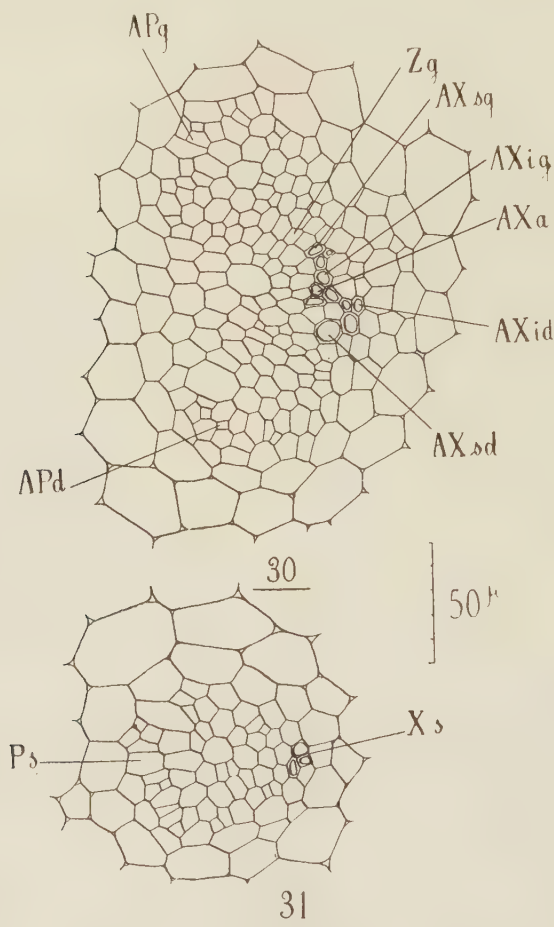


Fig. 30 et 31. — *Echinops Ritro*, plantule A. — Fig. 30 : base cotylédonaire, nervure médiane de l'un des cotylédons (convergent A) ; AXsd, AXsq, ailes de xylème superposé droite et gauche du convergent A ; Zg. cloisonnements secondaires (zone génératrice libéro-ligneuse). — Fig. 31 : base cotylédonaire ; une nervure latérale de l'un des cotylédons ; Ps. phloème superposé ; Xs. xylème superposé.

l'un de l'autre que dans la partie supérieure de la tige ; son xylème alterne très réduit (AXa) est accompagné à droite et à gauche de vaisseaux intermédiaires qui constituent deux ailes (AXid, AXig, fig. 30) sur les bords desquelles apparaissent les premiers vaisseaux superposés (AXsd, AXsg). A une faible distance au-dessus de ce niveau, les deux

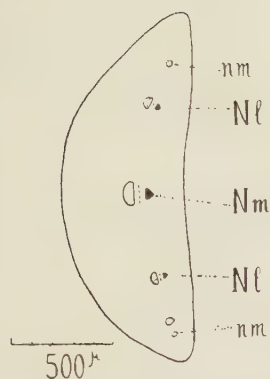


Fig. 32. — *Echinops Ritro*, plantule A. — L'un des cotylédons, région inférieure (un peu au-dessus de la base); *Nm*, *Nl* et *nm*, nervures médiane, latérales et marginales.

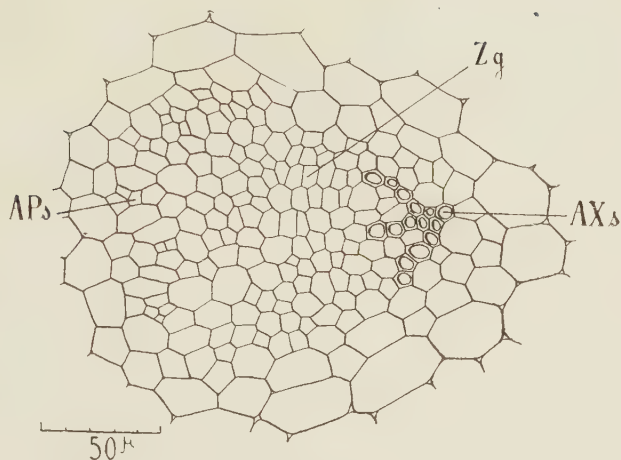


Fig. 33 — *Echinops Ritro*, plantule A (même niveau que la figure 32). — Nervure médiane cotylédonaire; *APs*, phloème superposé du convergent A; *AXs*, xylème superposé du convergent A; *Zg*, cloisonnements secondaires.

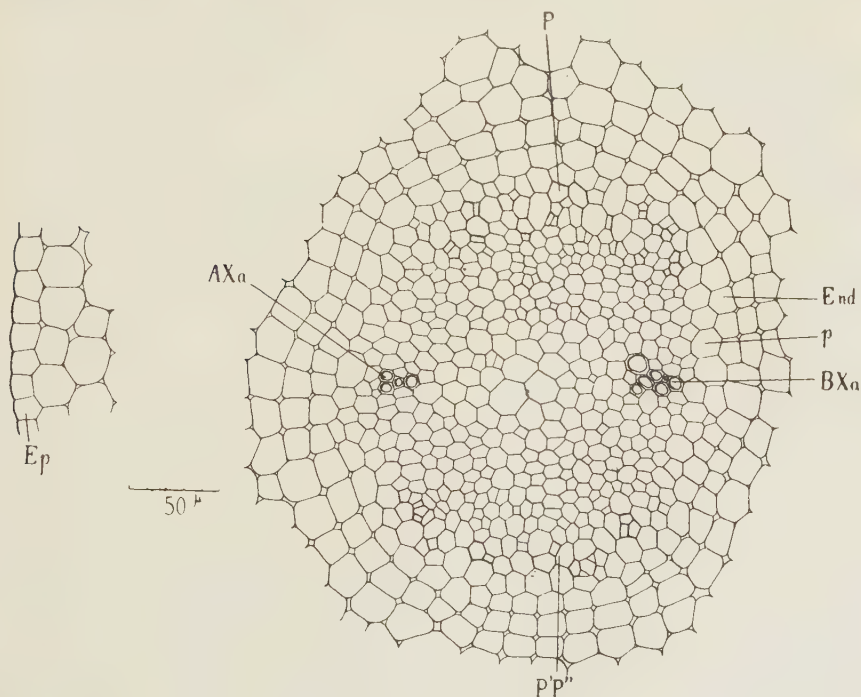


Fig. 34 — *Echinops Ritro*, plantule B. — Coupe transversale à la base de la tige hypocotylée; mêmes notations que pour la plantule A.

fascicules criblés se continuent par un seul arc de phloème (APs, fig. 33) coupé en son milieu par le plan médian et le xylème (AXs) est formé exclusivement de vaisseaux superposés.

Dans le tube constitué par les bases cotylédonaire très brièvement soudées par leurs bords, on observe les ébauches méristématiques des deux premières feuilles épicotylées dont les nervures sont encore à ce stade à l'état de cordon procambial. Ces ébauches foliaires enveloppent elles-mêmes le massif végétatif terminal (fig. 29).

En résumé, la plantule se montre constituée par deux unités morphologiques (ou phyllorhizes) semblables et développées simultanément. Elles sont presque entièrement libres par leurs feuilles et soudées complètement par leurs caules qui forment la tige hypocotylée et par leurs rhizes qui constituent la racine. Chacune d'elles possède un système conducteur médian s'étendant de l'extrémité de la rhize au sommet de la phylle. Il y a en outre, sur toute la longueur des caules et dans la partie basilaire des rhizes, deux autres systèmes conducteurs disposés dans le plan d'union des phyllorhizes : ils présentent dans la partie supérieure de la portion caulaire un développement plus accéléré que les unités conductrices médianes et se continuent chacune au-dessus du nœud cotylédonaire par des fascicules cribro-vasculaires qui se dirigent dans la partie latérale des cotylédons.

Dans la série des plantules d'*E. Ritro* que j'ai étudiées (environ quarante), j'ai constaté que cette différence d'accélération entre les convergents médians et intercotylédonaire est souvent plus accusée que dans l'individu qui vient d'être décrit. Quelquefois la portion vasculaire alterne des unités conductrices intercotylédonaire est presque entièrement supprimée, même dans la partie inférieure de la tigelle. C'est là un acheminement vers le type d'organisation réalisé chez les deux germinations suivantes.

Plantule B. — Dans une coupe transversale de la base de la tige hypocotylée (fig. 34) le cylindre central, plus étroit que dans la plantule A, présente deux larges arcs de phloème coupés en leur milieu par le plan intercotylédonaire, et alternant avec deux groupes vasculaires médians (AXa et BXa) dont le développement est parvenu à la fin de la phase alterne. Cette structure diarche se maintient vers le bas tout le long de la racine.

Dans une section transversale faite un peu plus haut dans la tigelle (fig. 35), le diamètre du cylindre central est légèrement accru. L'un des deux arcs de phloème se montre dédoublé en deux groupes criblés

égaux et symétriques séparés dans le plan intercotylédonaire par un îlot de conjonctif, dans lequel on n'observe aucune différenciation vasculaire. L'arc de phloème opposé, demeuré simple, est légèrement plus étalé tangentiellement qu'à la base de la tigelle. Les groupes vasculaires AXa et BXa présentent la même disposition et le même degré de développement que dans la coupe précédente.

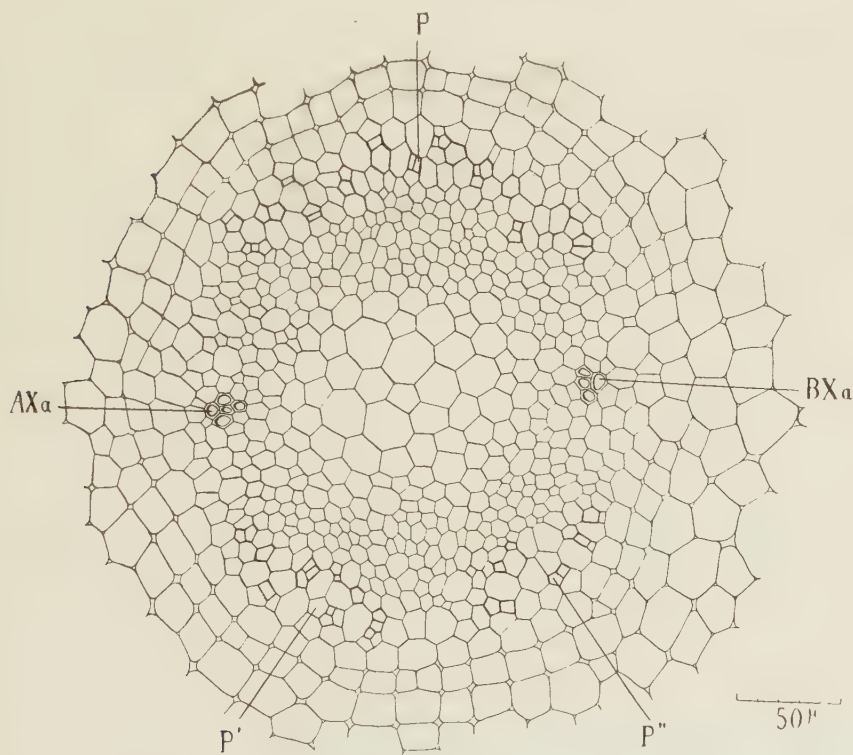


Fig. 35. — *Echinops Ritro*, plantule B. — Coupe transversale dans la tige hypocotylée (un peu au-dessus du niveau de la figure précédente). $\alpha 1 \times \alpha$

Près du sommet de la tige hypocotylée (fig. 36), la structure est la même que dans la région correspondante de la plantule A. La coupe transversale montre deux convergents médians (A et B) et deux convergents intercotylédonaire (C et D) complètement séparés. Le développement des deux médians, très faiblement accéléré, est à peine parvenu au stade intermédiaire. Les deux convergents intercotylédonaire, dont le développement est au contraire très accéléré, sont représentés chacun par un groupe libéro-ligneux dans lequel le xylème est encore réduit à un seul vaisseau superposé (CXs, DXs).

Vers le haut, les quatre convergents se comportent de la même manière que dans la plantule A.

Le fait essentiel à dégager de ces deux premières descriptions c'est que l'exagération de l'accélération basifuge des convergents intercoty-

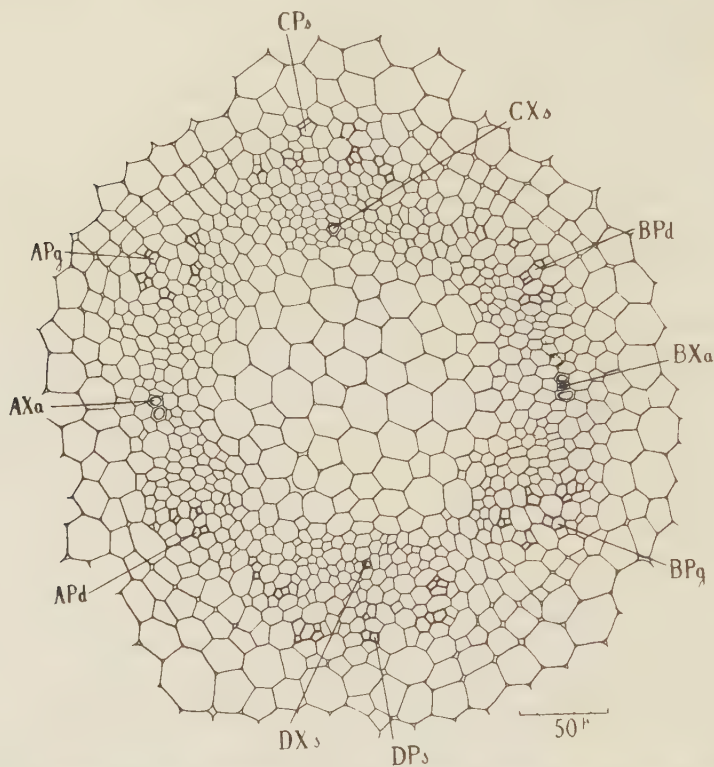


Fig. 36. — *Echinops Ritro*, plantule B. — Coupe transversale dans la tige hypocotylée, près du sommet (pour les notations voir la légende de la fig. 26).

lédonaire par rapport à celle des convergents médians, déjà bien marquée dans la plantule A, est tellement accusée dans la germination B que ces deux convergents ont complètement perdu leur portion vasculaire primitive. La disposition du phloème vers le milieu de la tigelle de la plantule B (la présence, dans une moitié de la section du cylindre central, de deux groupes criblés complètement séparés dans le plan intercotylédonaire, cf. fig. 35) peut être interprétée comme une sorte de rappel du type d'organisation réalisé dans la plantule A.

Plantule C. — Par la disposition de son appareil conducteur et l'accélération très marquée des convergents intercotylédonaire, cette

plantule ressemble beaucoup à la précédente. On observe en coupe transversale à la base de la racine (fig. 37), deux arcs de phloème qui

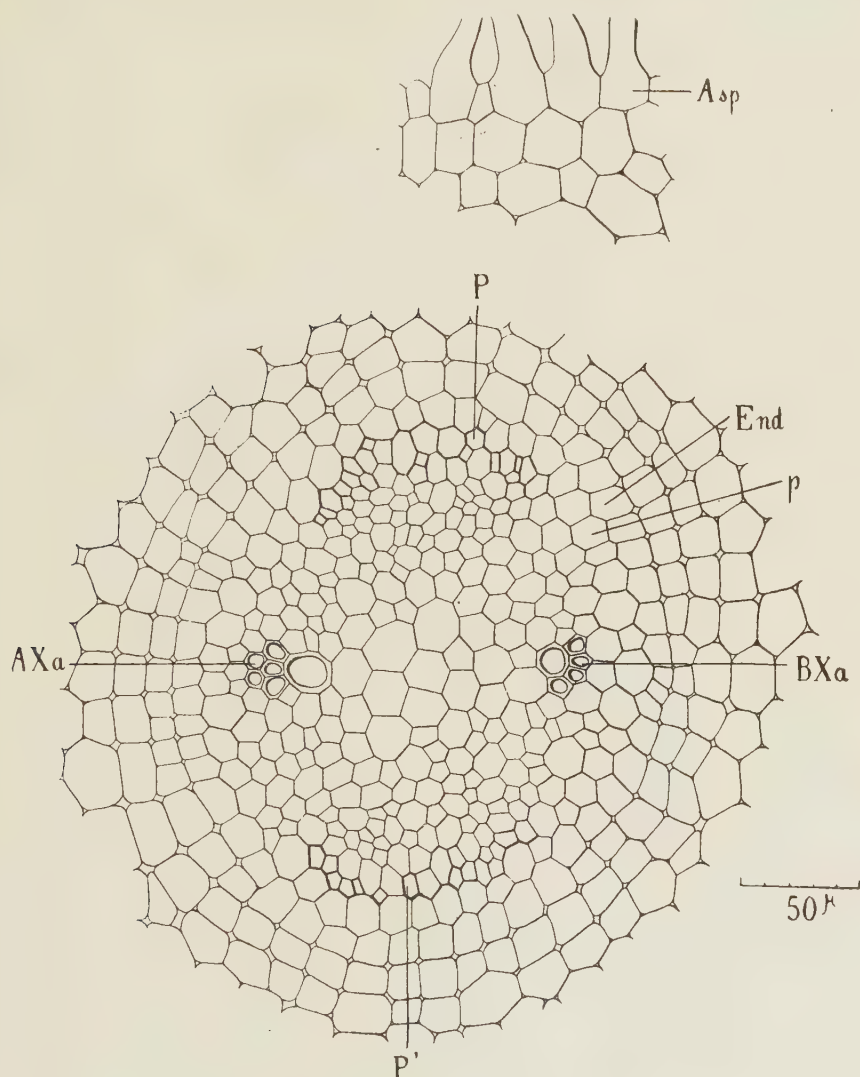


Fig. 37. — *Echinops Ritro*, plantule C'. — Base de la racine.

alternent avec deux groupes xylémiques médians (AXa et BXa) encore entièrement formés de vaisseaux alternes et centripètes. Cette structure diarche se maintient vers le bas dans la racine. On la retrouve également presque sans modification dans la région moyenne de la

tigelle (fig. 38). Les deux arcs de phloème se montrent un peu plus

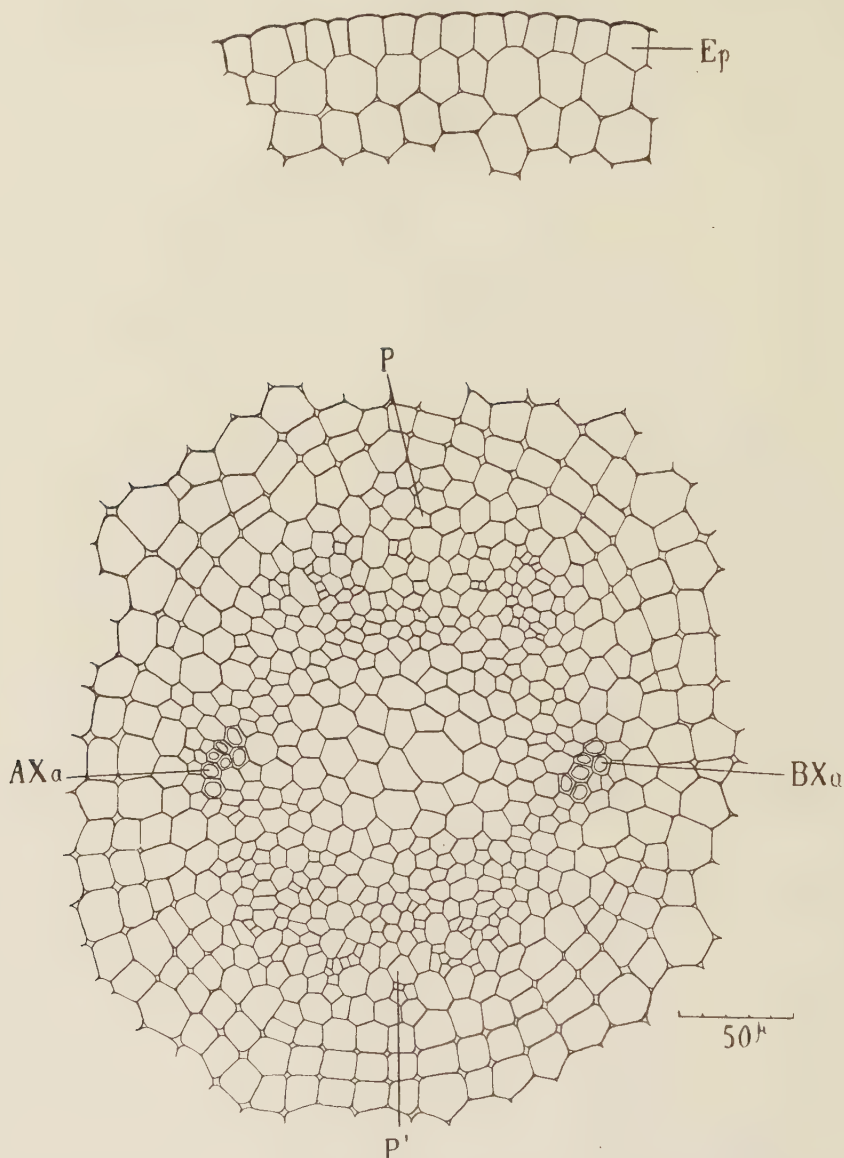


Fig. 38. — *Echinops Ritro*, plantule C. — Région moyenne de la tige hypocotylée.

étalés tangentiellement, mais ils sont tous deux simples et c'est là une différence intéressante avec la structure réalisée au même niveau

dans la plantule B. Les deux groupes vasculaires alternes sont eux-mêmes légèrement plus larges dans le sens tangentiel.

Au sommet de la tige hypocotylée (fig. 39), la structure est presque exactement la même que dans la plantule B. Les deux convergents

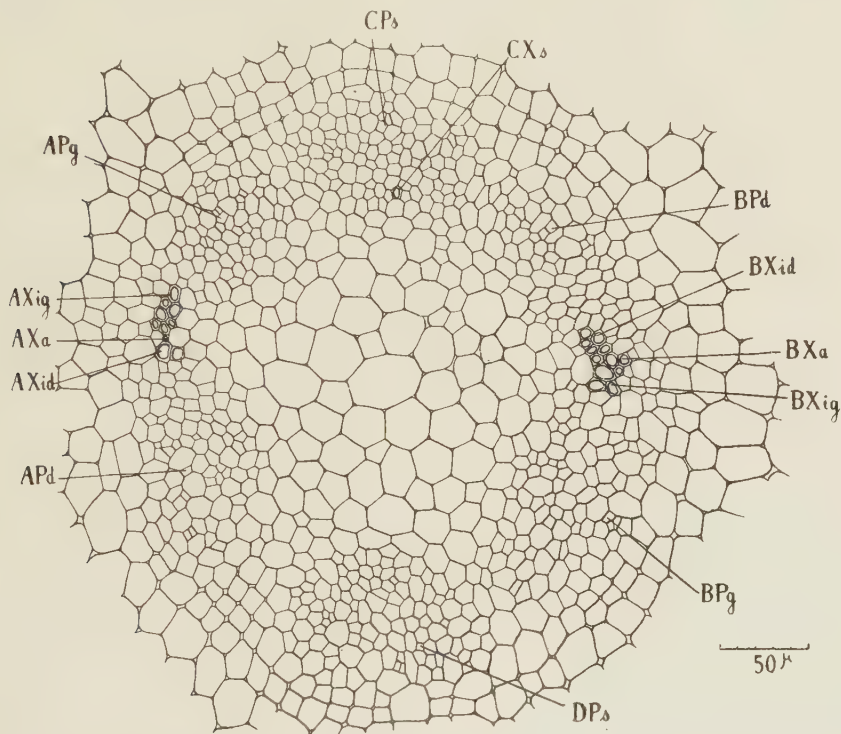


Fig. 39. — *Echinops Ritro*, plantule C. — Partie supérieure de la tige hypocotylée (près du sommet).

médians présentent une accélération très faible, sensiblement plus accusée cependant que chez cette dernière. Le convergent intercotylédonaire C présente la disposition superposée et son xylème (CXs) est encore réduit à un seul vaisseau. La différenciation vasculaire n'a pas encore commencé dans le convergent D, mais l'arc de phloème unique qui lui correspond est bien développé. Vers le haut, ces quatre systèmes conducteurs se comportent comme dans les deux germinations précédentes.

L'accélération subie par les deux convergents intercotylédonaires dans la plantule C est donc telle que ceux-ci, totalement dépourvus de xylème alterne et intermédiaire, présentent sur toute leur longueur la structure superposée. Quel que soit le niveau considéré dans la tigelle

et la racine, le phloème ne présente aucune solution de continuité dans le plan intercotylédonaire. Il en résulte que la tige hypocotylée et la racine montrent d'un bout à l'autre la disposition diarche.

Ce n'est pas la première fois que l'on observe une telle structure dans certains individus d'une espèce où prédomine habituellement l'organisation tétrarche. L'existence de cas analogues a été indiquée notamment par LEE [138] chez *Heliopsis laevis* et par ROUËDE pour le *Polygonum tataricum* L. [161]. Mais ces auteurs n'ont pas cherché à interpréter la disposition particulière de l'appareil conducteur réalisée dans ces germinations. Cette modification de structure, qu'il eût été difficile d'expliquer correctement il y a trente ans, est maintenant facile à comprendre grâce à la connaissance de l'accélération basifuge.

Les raisons suivantes empêchent de considérer les dispositions anatomiques décrites dans les plantules B et C comme de simples accidents tératologiques. Ces dispositions ne sont en corrélation avec aucune modification appréciable de la morphologie générale de la plantule, si ce n'est une légère diminution du calibre de la tigelle. Elles ne paraissent pas pouvoir compromettre la viabilité de la plante. Enfin et surtout elles ne constituent point des exceptions nettement tranchées qu'il serait difficile de relier aux dispositions réalisées d'une manière plus fréquente : les plantules d'E. *Ritro* que j'ai étudiées peuvent être classées naturellement en une série progressive dans laquelle le développement des unités conductrices intercotylédonaires se montre de plus en plus accéléré de sorte que l'on est conduit, par degrés presque insensibles, de l'organisation tétrarche de la plantule A à l'organisation diarche de la plantule C.

La structure de la germination C offre la plus étroite ressemblance avec celle qui sera décrite plus loin chez *Dimorphotheca pluvialis* Moench et quelques autres Composées présentant une organisation analogue. Il s'agit dans les deux cas d'une disposition diarche relativement complexe dans laquelle les deux xylèmes alternes médians sont accompagnés dans la tigelle, de deux groupes vasculaires superposés situés dans le plan intercotylédonaire.

Plantule D. — L'étude de cette germination, un peu plus âgée que les précédentes, nous montrera comment la structure cruciforme tétrarche telle qu'elle a été décrite dans la plantule A; se modifie au cours de la différenciation des systèmes conducteurs médians des deux premières feuilles épicotylées.

La figure 40 représente schématiquement une coupe transversale de la partie supérieure de la tigelle. Le niveau est sensiblement le même

que celui de la figure 26, relative à la plantule A. La région centrale a été seule représentée et offre la forme d'un carré aux angles arrondis.

Les fascicules de phloème des deux convergents médians se sont unis plus ou moins complètement à ceux des convergents intercotylédonaire grâce à la différenciation récente de nouveaux éléments criblés dans les îlots de conjonctif compris entre les quatre unités conductrices. Le phloème constitue ainsi quatre arcs criblés très étalés dont l'un, compris entre les groupes vasculaires des convergents B et D, se montre nettement interrompu en deux endroits dans sa partie moyenne. Ces quatre arcs sont disposés le long des côtés du carré que dessine la région centrale. Chacun d'eux présente deux portions marginales assez épaisses qui correspondent respectivement à deux fascicules criblés de la fig. 26, et une partie moyenne plus mince différenciée ultérieurement. Dans le conjonctif qui limite intérieurement ces arcs criblés, on observe de nombreuses cloisons secondaires.

Aux sommets du carré sont disposés les groupes vasculaires des quatre convergents. Ceux-ci ont un développement beaucoup plus avancé que dans la plantule A. Les deux xylèmes alternes médians (par exemple BXa, fig. 41) sont en voie de résorption. A droite et à gauche de chacun d'eux se montrent de nombreux vaisseaux intermédiaires et superposés (BXid, BXig, BXsd, BXsg, fig. 41). Les deux groupes vasculaires intercotylédonaire se sont également accrus. Vers le milieu de chacun d'eux on observe deux ou trois vaisseaux (CXis, DXis, fig. 42 et 43), dont la paroi est déjà nettement altérée : ils correspondent aux vaisseaux désignés par la même notation sur la fig. 26 représentant le même niveau dans la plantule A. A droite et à gauche et même en dehors de ces éléments en voie de destruction, se sont différenciés des vaisseaux superposés d'apparition plus tardive (CXs, DXs, fig. 42 et 43). Enfin, à droite de chaque groupe xylémique inter-

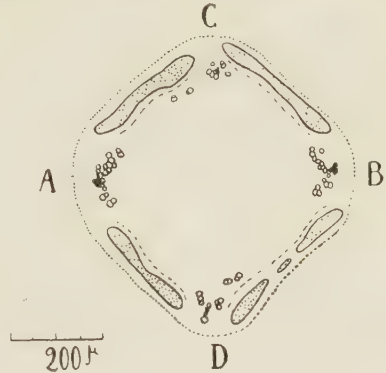


Fig. 40. — *Echinops Ritro*, plantule D. (plus âgée que les précédentes). — Disposition des quatre convergents A, B, C et D dans la partie supérieure de la tige hypocotylée; entre eux se sont différenciés des éléments récents de phloème qui constituent avec les fascicules criblés préexistant quatre arcs très étalés tangentiellement dont l'un se montre discontinu; on remarque sur l'aile droite des convergents C et D deux petits groupes isolés de vaisseaux superposés qui représentent les traces vasculaires des premières feuilles épicotylées.

colytédonaire se montrent à une faible distance quelques autres vaisseaux superposés d'origine encore plus récente (*fXs*, *f'Xs*, fig. 42 et 43) qui se continuent vers le haut dans les systèmes cribro-vasculaires médians des premières feuilles épicotylées.

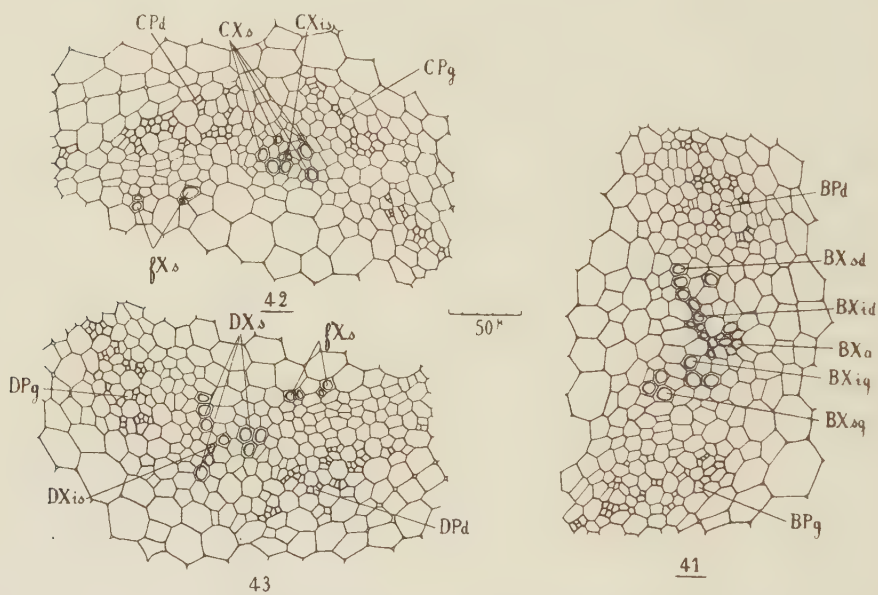


Fig. 41 à 43. — *Echinops Ritro*, plantule D (même niveau que la fig. 40). — Dessins de détail des convergents B (fig. 41), C (fig. 42) et D (fig. 43) et des groupes de vaisseaux superposés correspondant aux premières feuilles épicotylées (*fXs* et *f'Xs*, fig. 42 et 43) ; *BXsd* et *BXsq*, xylèmes superposés droit et gauche du convergent B ; *CXis*, *DXis*, vaisseaux des convergents C et D appartenant soit au stade intermédiaire, soit au début de la phase superposée ; *CXs* et *DXs*, vaisseaux superposés des convergents C et D.

Au nœud cotylédonaire, les deux convergents médians, conformément au mode général dans le cas de la disposition cruciforme, se continuent simplement dans les nervures médianes ; les deux autres convergents s'infléchissent fortement vers l'extérieur et se continuent chacun par deux groupes libéro-ligneux qui s'écartent un peu du plan intercotylédonaire et se redressent verticalement dans les cotylédons où ils continuent les nervures latérales. Il n'y a pas chez cet individu de nervures marginales distinctes à la base cotylédonaire.

Suivant le cas habituel, la portion xylémique alterne des convergents médians disparaît complètement à une faible distance au-dessus de la base des cotylédons.

Les deux premières feuilles épicotylées, repliées en gouttière autour du massif méristématique terminal possèdent chacune un groupe libéro - ligneux médian déjà bien différencié (fig. 44) et deux nervures latérales encore à l'état de cordon procambial.

Les deux convergents médians s'étendent d'un bout à l'autre de la plantule avec un degré d'accélération de plus en plus faible de haut en bas.

Le développement des deux convergents intercotylédonaires est également moins accéléré à mesure que l'on descend jusque dans la région du collet, où leurs vaisseaux alternes primitifs s'éteignent tandis que la partie la plus évoluée de leur xylème se raccorde latéralement aux éléments vasculaires les plus récents des convergents médians. Cette extinction des xylèmes alternes intercotylédonaires au voisinage du collet, qui a déjà été indiquée à propos de la germination A, paraît être un fait très général dans les plantules d'*E. Ritro* présentant la structure tétrarche. Le mécanisme de ce phénomène, dont l'importance justifie une étude séparée, sera examiné en détail dans la deuxième partie de ce travail.

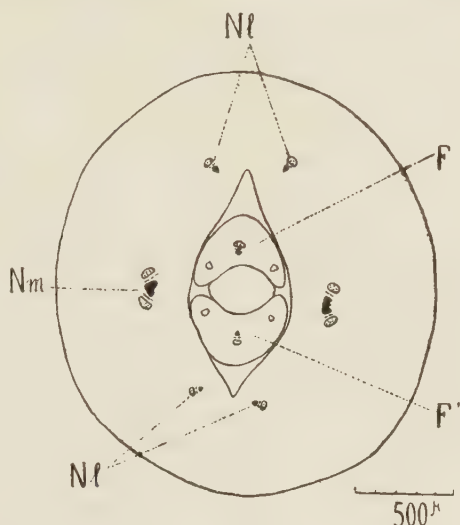


Fig. 44. — *Echinops Ritro*, plantule D. — Base des cotylédons et premières feuilles épicotylées; Nm et Nl, nervure médiane et nervures latérales cotylédonaires; F et F', les deux premières feuilles épicotylées (chacune d'elles présente une nervure médiane déjà bien différenciée et deux cordons procambiaux latéraux).

CHAPITRE III

Variations du type cruciforme tétrarche chez *Ambrosia tenuifolia* Spreng. (1)

La plantule de l'*Ambrosia tenuifolia* Spreng. est habituellement construite, comme celle de l'*Echinops Ritro*, sur le type cruciforme tétrarche, et les deux unités conductrices intercotylédonaires présentent un développement plus ou moins accéléré selon les individus. J'ai étudié dans cette espèce un nombre élevé de plantules parmi lesquelles se trouvaient quelques échantillons polycotyles et syncotyles qui seront examinés au début de la troisième partie.

Les individus dont la morphologie externe est normale peuvent être classés, d'une façon naturelle, en une série dans laquelle la structure cruciforme tétrarche typique se dégrade progressivement par suite de l'accélération basifuge de plus en plus accusée des deux convergents intercotylédonaires.



Fig. 45. — *Ambrosia tenuifolia* Spreng.

Morphologie externe. — La plantule normale d'*Ambrosia tenuifolia* présente une tige hypocotylée allongée et très grêle (fig. 45). La racine est également très étroite et son diamètre décroît assez rapidement dans la région basilaire. Les deux cotylédons sont complètement libres sauf sur une distance très faible à la base où ils sont soudés par leurs bords et constituent ainsi un tube cotylédonaire très court. Ils sont assez larges dans leur partie moyenne et supérieure, progressivement atténués en pétiole vers le bas, et possèdent chacun une nervure médiane à ramification pennée et deux nervures latérales, partant toutes trois de la base du limbe. Les deux premières feuilles épicotylées, qui se différencient simultanément sont opposées dans le bourgeon terminal et placées en croix avec les cotylédons.

Plantule A. — Cette première germination a été fixée à un stade très jeune, avant l'apparition des premiers vaisseaux superposés.

(1) Graines fournies par le Jardin Botanique de Lyon (Parc de la Tête d'Or).

Une coupe transversale faite à la base de la racine (fig. 46), montre une région centrale de forme carrée aux angles arrondis délimités par un endoderme (End.) facilement reconnaissable. Dans les espaces occupant les angles, sont disposés quatre groupes criblés (P, P', P'', P''').

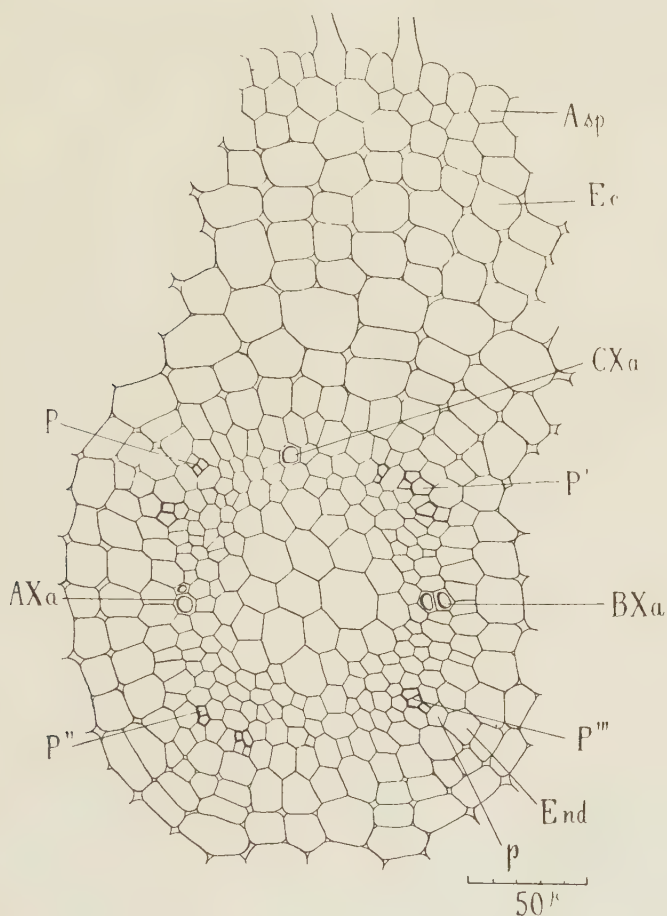


Fig. 46. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule A. — Base de la racine; P, P', P'', P''', groupes criblés; AXa, BXa, CXa, groupes vasculaires alternes; Asp, assise pilifère; Ec, parenchyme cortical; End, endoderme; p, péricycle.

On observe entre ces derniers, trois groupes vasculaires alternes (AXa, BXa, CXa, fig. 46) : deux sont placés dans le plan médian des cotylédons, le troisième dans le plan intercotylédonaire. Ils ne sont pas également développés : les deux médians sont formés chacun de deux vaisseaux bien différenciés ; le groupe intercotylédonaire CXa est

encore réduit à un seul élément vasculaire dont la différenciation, quoique déjà bien indiquée, paraît encore incomplète. Enfin, dans la position opposée à ce dernier vaisseau, on n'observe encore aucun élément de xylème : l'espace compris entre les deux groupes de phloème situés dans cette moitié de la coupe est encore entièrement occupé par le conjonctif. Les trois groupes vasculaires différenciés sont séparés de l'endoderme par une seule rangée de cellules péri-cycliques et correspondent par conséquent tout à fait au début de la phase alterne.

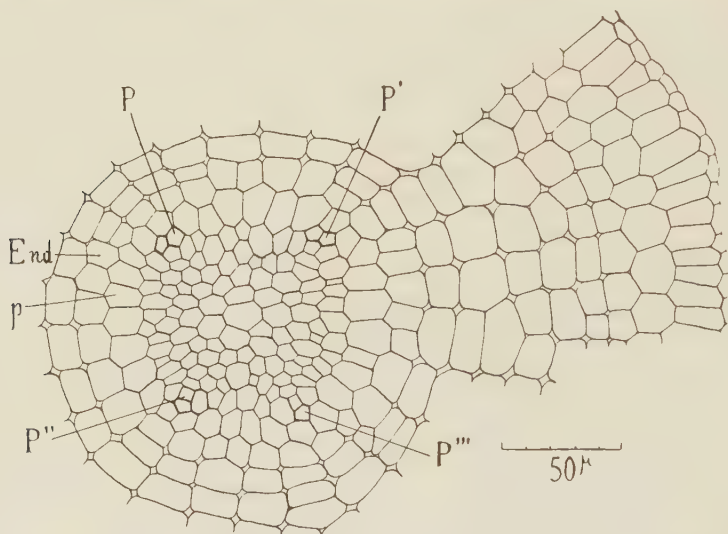


Fig. 47. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule A. — Racine (près du sommet).

L'endoderme est nettement dédoublé vis-à-vis des quatre groupes criblés de manière à constituer quatre arcs très courts dans chacun desquels les deux rangs de cellules endodermiques laissent entre eux de petits méats losangiques glandulaires. Le reste de l'écorce comprend un parenchyme cortical interne relativement épais dont les cellules, superposées aux éléments de l'endoderme, montrent une distribution en files radiales assez régulière, et un parenchyme cortical externe très réduit délimité par l'assise pilifère.

Cette disposition se maintient vers le bas, le long de la racine. Près du sommet (fig. 47), les quatre groupes criblés, en voie de différenciation, se montrent encore complètement séparés. Mais deux d'entre eux, situés d'un même côté du plan médian, sont un peu plus rapprochés que dans la coupe précédente et les deux portions dédoublées de l'endoderme qui leur font face se sont unies dans le plan intercotylédonaire. La différenciation des vaisseaux n'a pas encore commencé.

Dans la région inférieure de la tige hypocotylée (fig. 48), la structure est faiblement modifiée. Les quatre groupes criblés présentent la même disposition qu'à la base radiculaire, mais les deux xylèmes médians (AXa, BXa, fig. 48) sont réduits chacun à un seul vaisseau alterne séparé de l'endoderme par une cellule péricyclique, et il n'existe aucun vaisseau dans le plan intercotylédonaire. Le parenchyme cortical ne présente aucune modification appréciable.

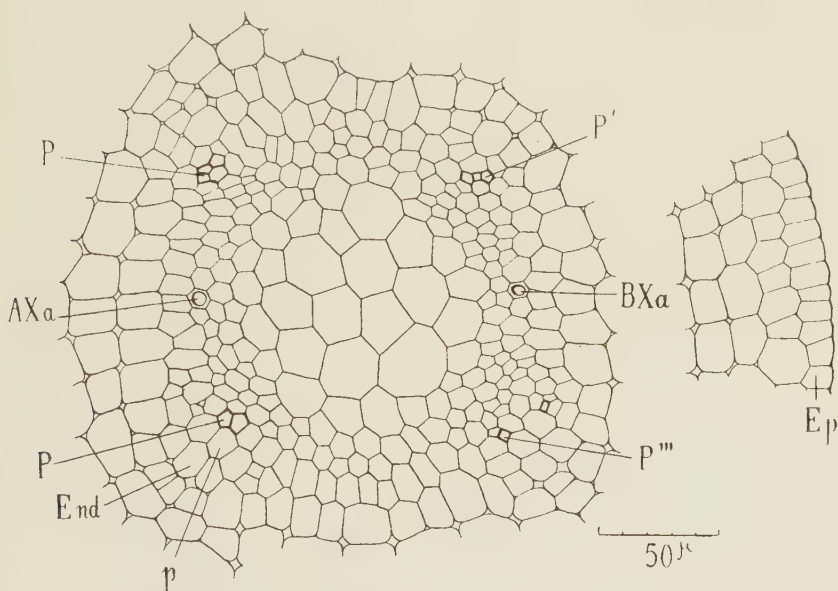


Fig. 48. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule A. — Région inférieure de la tige hypocotylée; Ep. épiderme.

Au sommet de la tige hypocotylée (fig. 49), la structure est à peu près semblable à celle qui a été décrite au même niveau chez l'*Echinops Ritro* (plantules A, B, C), mais le développement est beaucoup moins avancé. On observe quatre fascicules criblés (APd, APg, Bpd, Bpg) placés en deux paires opposées, coupées en leur milieu par le plan médian, et deux arcs criblés (CPs, DP) en voie de différenciation diamétralement opposés dans le plan intercotylédonaire.

Les deux groupes vasculaires médians sont réduits chacun à un seul vaisseau alterne (AXa, BXa). Il n'existe encore aucun élément vasculaire vis-à-vis des fascicules criblés situés dans le plan de séparation des cotylédons.

Dans le nœud cotylédonaire, chacun des groupes xylémiques médians et les deux fascicules criblés qui l'accompagnent à droite et à

gauche s'infléchissent légèrement en dehors et se continuent vers le haut en constituant la nervure médiane du cotylédon correspondant.

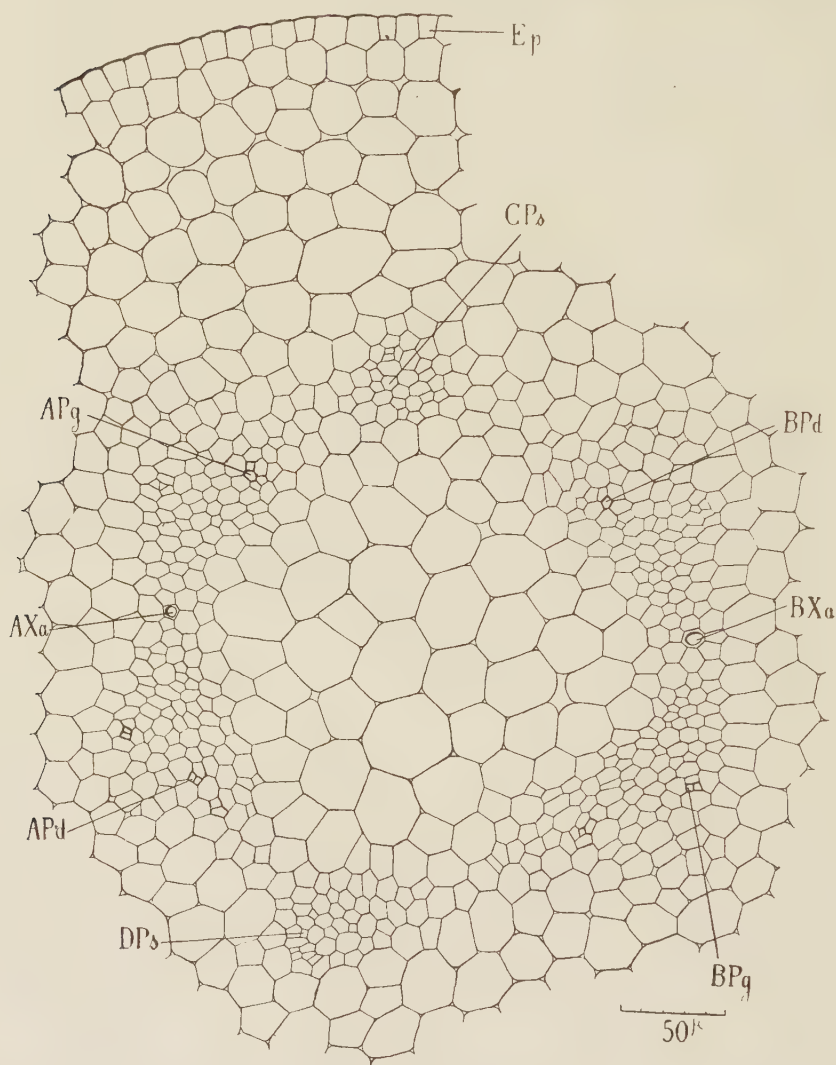


Fig. 49. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule A. — Sommet de la tige hypocotylée; *AX_a*, *BX_a*, groupes vasculaires alternes des convergents médians A et B; *AP_d*, *AP_g*, *BP_d*, *BP_g*, fascicules criblés droits et gauches des convergents A et B; *CP_s* et *DP_s*, phloème superposé des convergents intercotylédonaire C et D dont le xylème n'est pas encore différencié.

Chaque fascicule criblé intercotylédonaire se recourbe également vers l'extérieur et se bifurque aussitôt : les deux branches ainsi formées

s'écartent légèrement l'une de l'autre et se continuent supérieurement dans les cordons procambiaux représentant les nervures latérales cotylédonaire.

Les cotylédons, très brièvement soudés en tube à la base, enveloppent les ébauches encore entièrement méristématiques des deux premières feuilles épicotylées (fig. 50). Entre celles-ci se montre, au niveau de leur séparation, le massif initial.

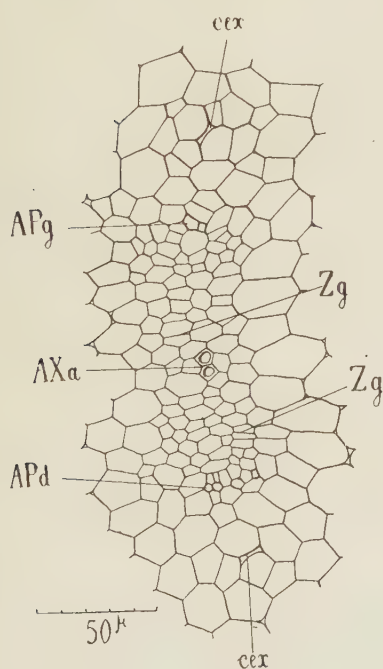


Fig. 51. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule A. — Base de l'un des cotylédons (niveau de la fig. 50) : dessin de détail de la nervure médiane (convergent A) ; cer. canaux sécréteurs.

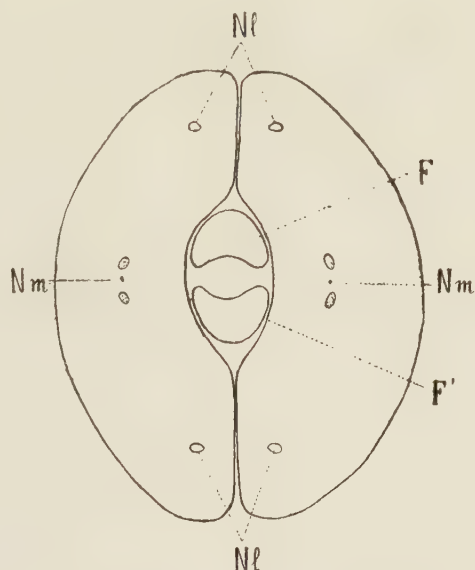


Fig. 50. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule A. — Base des cotylédons ; Nm, Nl. nervures médiane et latérales cotylédonaire (ces dernières encore à l'état procambial) ; F, F'. les deux premières feuilles épicotylées.

Dans la partie inférieure de chaque cotylédon, les deux fascicules criblés de la nervure médiane sont largement séparés et le groupe xylémique compris entre eux est encore réduit à un ou deux vaisseaux (AXa, fig. 51) appartenant à la fin de la phase alterne. Les nervures latérales ne possèdent encore aucun élément vasculaire.

En s'élevant au-dessus de la base cotylédonaire, on voit les deux fascicules criblés de la nervure médiane se rapprocher grâce à la différenciation de nouveaux éléments, puis se continuer dans le plan de symétrie par un arc simple vis-à-vis duquel ne se montre encore aucun élément vasculaire (APs, fig. 53).

Malgré l'état très jeune de cette plante et le développement encore très faible de son xylème, la disposition de son appareil conducteur et en particulier l'existence d'un vaisseau alterne intercotylédonaire à la base de la racine, permettent de lui attribuer une organisation conforme au type cruciforme tétrarche.

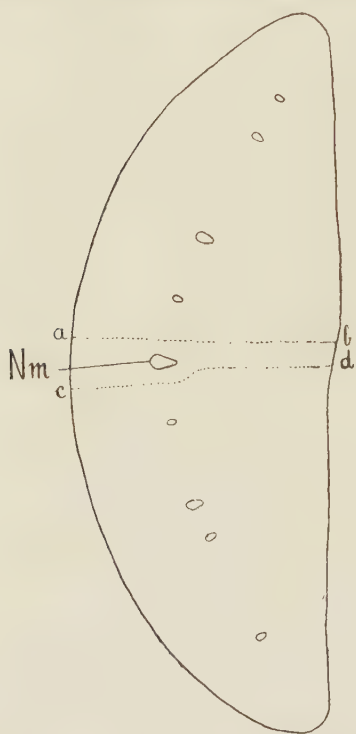


Fig. 52. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule A. — L'un des cotylédons, schéma d'une coupe transversale dans la partie supérieure; Nm. nervure médiane.

Les deux convergents médians, dont le développement n'a pas encore dépassé la phase alterne, présentent une accélération basifuge très faible, le xylème primitif existant jusque dans la région inférieure des cotylédons. Dans l'un des convergents intercotylédonaire, la différenciation vasculaire n'a pas encore commencé. Dans l'autre, le xylème alterne qui n'est encore représenté que par un vaisseau, n'existe que dans la région du collet. Ces deux convergents intercotylédonaire présentent une accélération basifuge plus grande que les médians, comme le montre déjà la disposition de leur phloème au sommet de la tigelle.

Les deux phyllorhizes constitutives de la plantule présentent la même disposition que chez l'*Echinops Ritro* et une structure peu différente.

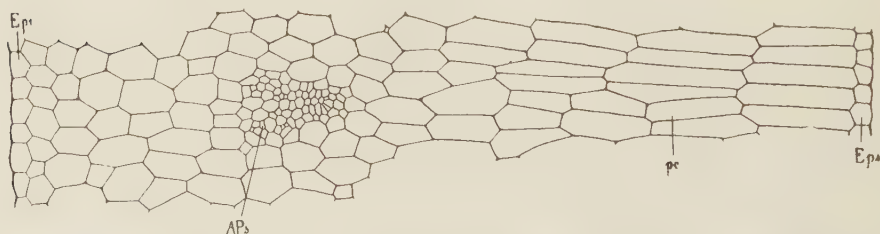


Fig. 53. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule A. — Dessin de détail du secteur a b c d de la figure précédente; APs. phloème superposé de la nervure médiane; Epi, Eps. épidermes inférieur et supérieur; pc. parenchyme cotylédonaire.

Plantule B. — Le stade auquel a été fixé ce deuxième individu se place après la différenciation du xylème des nervures latérales cotylé-

donaires et avant l'apparition des vaisseaux dans les nervures médianes des deux premières feuilles épicotylées.

Une coupe transversale faite dans la racine (fig. 54) à une faible distance de la base montre quatre groupes criblés et quatre groupes vasculaires dont le développement est parvenu à la fin de la phase alterne. Dans chacun de ces derniers, le vaisseau le plus externe est séparé de l'endoderme par une seule cellule péricyclique. Ces quatre

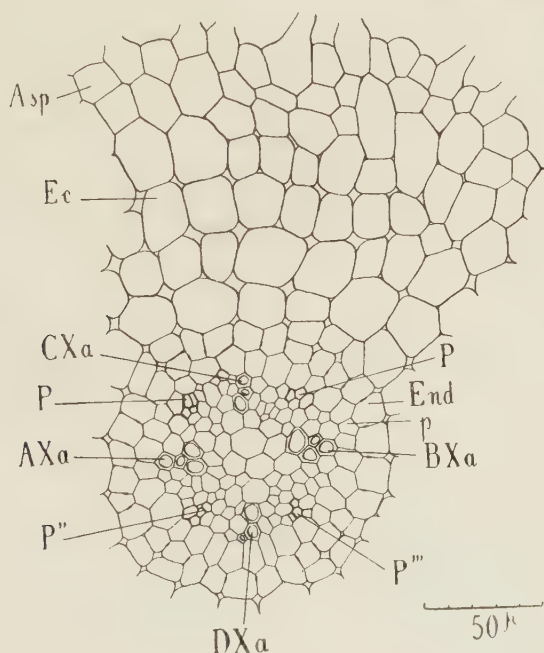


Fig. 54. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule B. — Coupe transversale dans la racine (près de la base) ; même légende que pour la fig. 46.

groupes xylémiques présentent à ce niveau un développement à peu près égal. On peut remarquer cependant que le nombre des vaisseaux est légèrement plus élevé dans les deux médians (AXa et BXa) que dans les deux intercotylédonaires.

Cette structure se maintient plus bas le long de la racine.

À la base radiculaire (fig. 55), le développement des quatre groupes xylémiques montre déjà une accélération sensible. Les deux médians, où la phase alterne est encore représentée par des vaisseaux aussi nombreux qu'au niveau de la fig. 54, présentent, à droite et à gauche de cette portion centripète, plusieurs vaisseaux intermédiaires (AXid, BXid, AXig, BXig). Le groupe vasculaire alterne intercotylédonaire CXa est

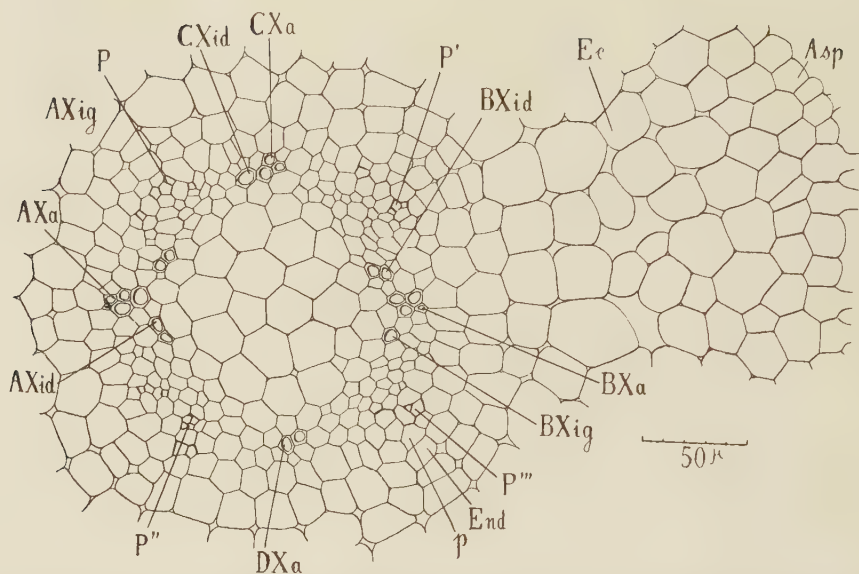


Fig. 55. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule B. — Base de la racine: *AXid*, *AXig*, *BXid*, *BXig*, groupes vasculaires intermédiaires droits et gauches des convergents A et B; *CXid*, vaisseau intermédiaire appartenant à l'aile xylémique droite du convergent C.

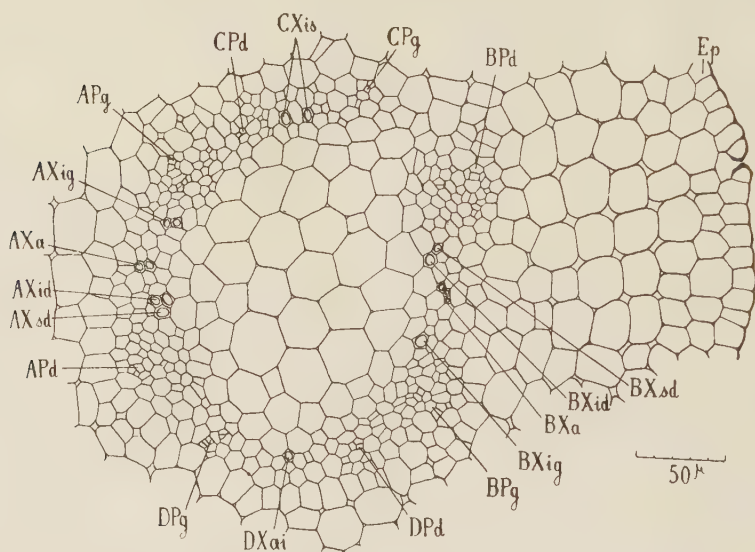


Fig. 56. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule B. — Coupe transversale vers le tiers supérieur de la tige hypocotylée: *APd*, *APg*, fascicules criblés droit et gauche du convergent A (de même *BPd*, *CPd*, etc. pour les fascicules criblés droit et gauche des convergents B, C et D); *AXsd*, *BXsd*, xylème superposé droit des convergents A et B; *DXai*, vaisseau du convergent D correspondant à la fin de la phase alterne; *CXis*, vaisseaux du convergent C correspondant à la fin du stade intermédiaire ou au début de la phase superposée.

réduit à trois éléments et on observe déjà à sa droite un vaisseau intermédiaire (CXid) ; le groupe vasculaire diamétralement opposé est réduit à deux vaisseaux alternes séparés de l'endoderme par deux assises péricycliques, ce qui permet de les regarder comme moins primitifs que les premiers vaisseaux centripètes des convergents médians.

Vers le tiers supérieur de la tige hypocotylée, les quatre unités conductrices de la plantule sont complètement distinctes par leur phloème (fig. 56). On observe en effet, à ce niveau, huit fascicules criblés continuant deux par deux les quatre groupes criblés de la coupe

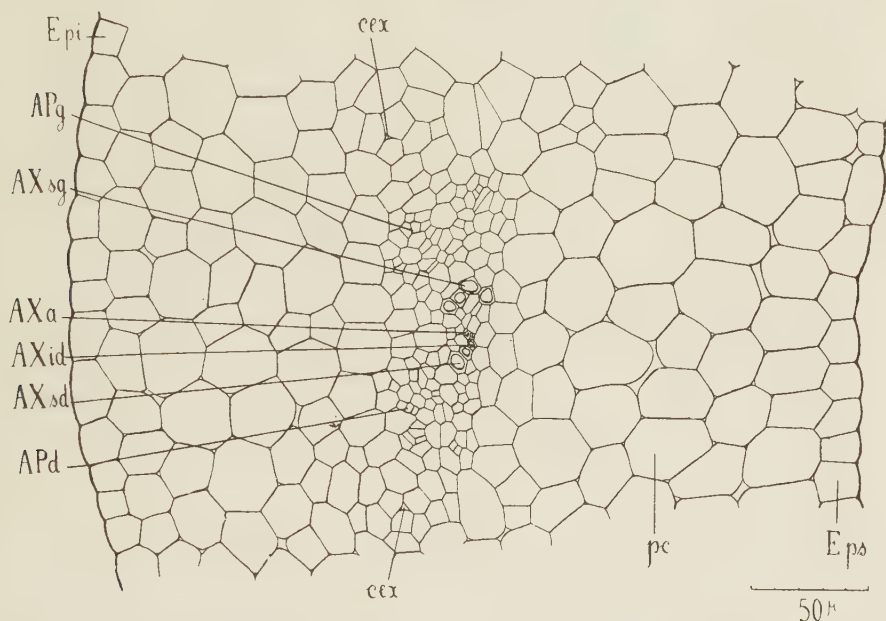


Fig. 57. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule B. — Base de l'un des cotylédons, convergent A ; cex, canaux sécréteurs.

précédente. Dans les convergents intercotylédonaires, les deux fascicules criblés sont plus réduits, plus rapprochés l'un de l'autre et offrent par conséquent une disposition plus récente que ceux des convergents médians. Le développement vasculaire est nettement accéléré. Dans les convergents médians, le xylème alterne est réduit à deux ou trois vaisseaux en voie de résorption ; le xylème intermédiaire n'a subi aucune modification notable ; la différenciation des vaisseaux superposés commence (AXsd, BXsd). Dans le convergent intercotylédonaire C, on observe seulement deux vaisseaux CXis qui correspondent à la fin du stade intermédiaire ou au début de la phase superposée.

Le groupe vasculaire diamétralement opposé est représenté par un seul élément DXai situé entre les deux fascicules criblés dans le plan intercotylédonaire et séparé de l'endoderme par deux cellules de péricycle : cet élément paraît correspondre à la fin de la phase alterne.

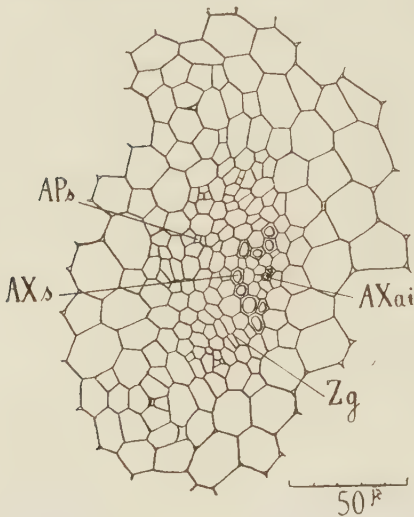


Fig. 58. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule B. — L'un des cotylédons (partie inférieure), convergent A; AXai. xylème alterne ou intermédiaire en voie de destruction; AXs. xylème superposé, APs. phloème superposé; Zg. cloisonnements secondaires.

Vers le haut, les deux convergents médians, qui vont former comme toujours les nervures médianes, prennent la disposition superposée dans la région inférieure des cotylédons (fig. 58). Les deux convergents intercotylédonaire présentent la structure superposée dès le sommet de la tigelle et se continuent suivant le mode ordinaire dans les nervures latérales.

Comme dans la plantule A, ces deux convergents intercotylédonaire présentent dans l'hypocotyle, et même à la base de la racine.

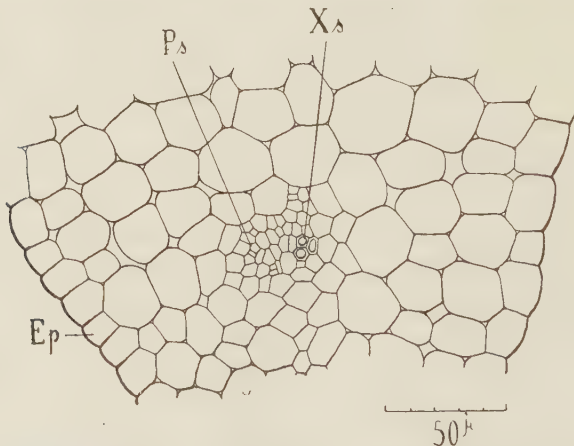


Fig. 59. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule B. — Base d'un cotylédon, nervure latérale; Ps et Xs. phloème et xylème superposés.

un développement plus accéléré que les deux médians, mais cette accélération n'entraîne pas la suppression complète de leur xylème alterne.

Plantule C. — Cette germination est légèrement plus jeune que la précédente. Elle a été fixée au moment où les premiers vaisseaux superposés intercotylédonaires commencent à peine à se différencier dans la tige hypocotylée.

Une coupe transversale de la base de la racine montre, comme dans le cas précédent, quatre groupes criblés et quatre groupes vasculaires alternes, mais le développement de ces derniers est très inégal (fig. 60).

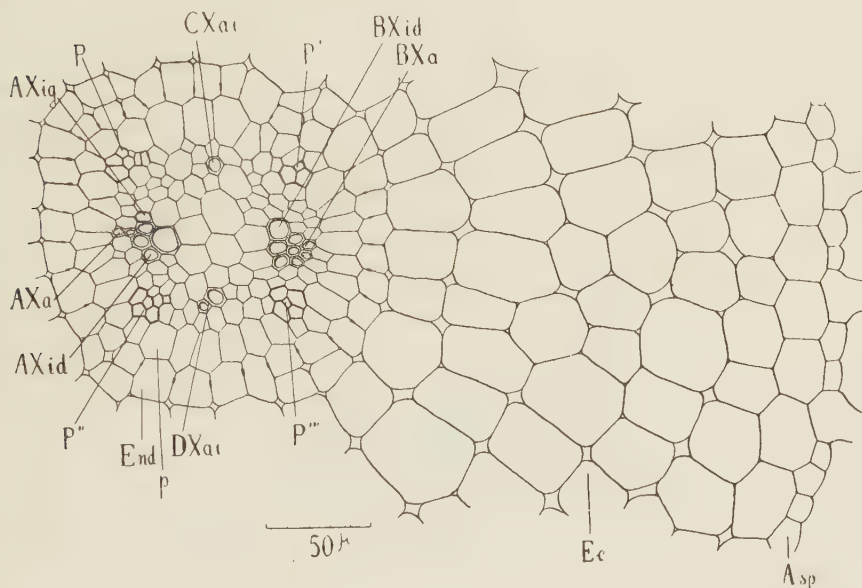


Fig. 60. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule C. — Base de la racine.

Les deux xylèmes médians, parvenus à la fin du stade intermédiaire, sont formés l'un de sept et l'autre de huit vaisseaux dont les plus externes, séparés de l'endoderme par une seule assise péricyclique, commencent déjà à se résorber. Les xylèmes intercotylédonaires sont beaucoup plus réduits (un seul élément pour l'un, deux pour l'autre). De plus, leurs vaisseaux sont séparés de l'endoderme par deux assises de cellules conjonctives ; leur position et le degré de leur différenciation indiquent une origine nettement postérieure au début de la phase alterne. Ils ne présentent donc pas un caractère aussi primitif que les vaisseaux les plus externes des xylèmes médians.

Ces xylèmes intercotylédonaires s'éteignent vers le bas à une faible distance de la base de la racine. Les quatre groupes criblés se

rapprochent alors en deux paires et se fusionnent plus bas en deux arcs qui alternent avec les xylèmes médians (fig. 61).

Le long de la tigelle, les quatre groupes criblés de la base de la racine se comportent de la façon suivante. Deux d'entre eux, opposés en diagonale, se dirigent verticalement vers les cotylédons. Les deux autres, à une faible distance de la base de la tige hypocotylée, se con-

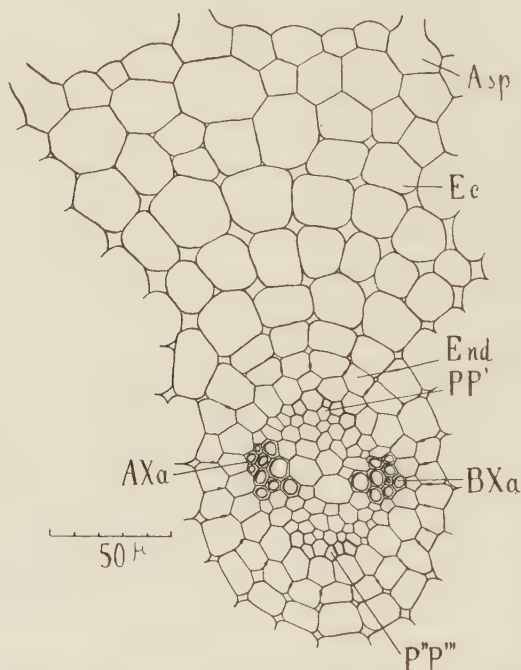


Fig. 61. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule C. — Racine; PP' et P''P''', groupes criblés faisant suite chacun à deux des quatre groupes criblés de la figure précédente.

tinuent chacun par deux fascicules criblés dont l'un poursuit le trajet vertical tandis que l'autre, s'écartant un peu, va se placer dans le plan intercotylédonaire.

Dans la région supérieure de la tigelle (fig. 62), le développement des groupes xylémiques médians est encore faiblement accéléré. Chacun d'eux présente plusieurs vaisseaux alternes en voie de destruction et un petit nombre de vaisseaux intermédiaires. Au même niveau, le xylème des convergents intercotylédonaire est réduit pour chacun d'eux à un seul vaisseau en voie de différenciation (CXs, DXs) qui correspond au début de la phase superposée. Ce vaisseau est en effet situé vis-à-vis du fascicule criblé intercotylédonaire correspondant et le carac-

lère incomplet de sa différenciation montre suffisamment qu'il est postérieur aux derniers éléments intermédiaires des groupes vasculaires médians.

La coupe du sommet de la tigelle (fig. 63) montre une disposition analogue, mais le xylème des convergents médians est plus réduit et la différenciation des vaisseaux superposés n'a pas encore commencé dans

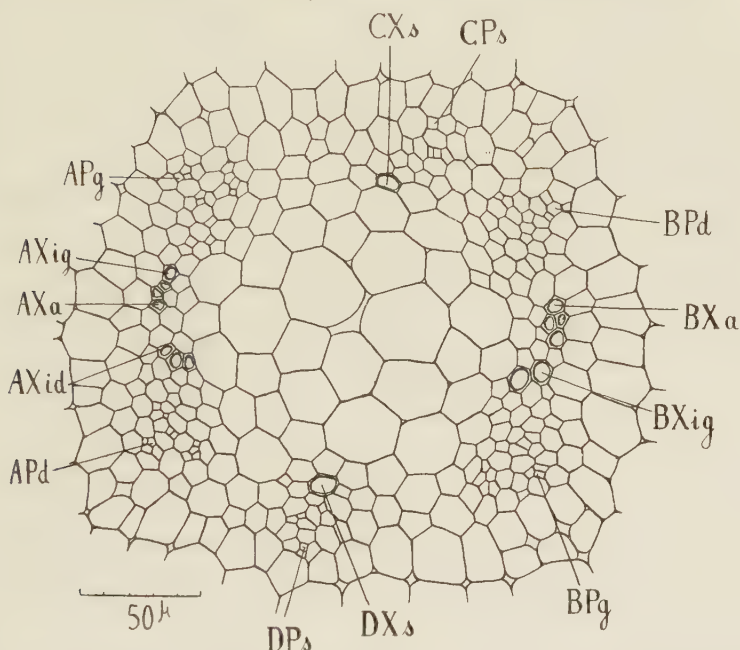


Fig. 62. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule C. — Coupe dans la moitié supérieure de la tige hypocotylée (assez loin du sommet).

les deux autres convergents qui ne sont encore représentés à ce niveau que par les fascicules criblés intercotylédonaire.

Plus haut, ces quatre unités conductrices se comportent de la manière habituelle.

Cette troisième plantule présente encore à la base de la racine la disposition tétrarche typique, mais la portion vasculaire primitive des convergents intercotylédonaire est plus réduite que dans la germination précédente.

Plantule D. — Cet individu a été fixé à peu près au même stade que la plantule C.

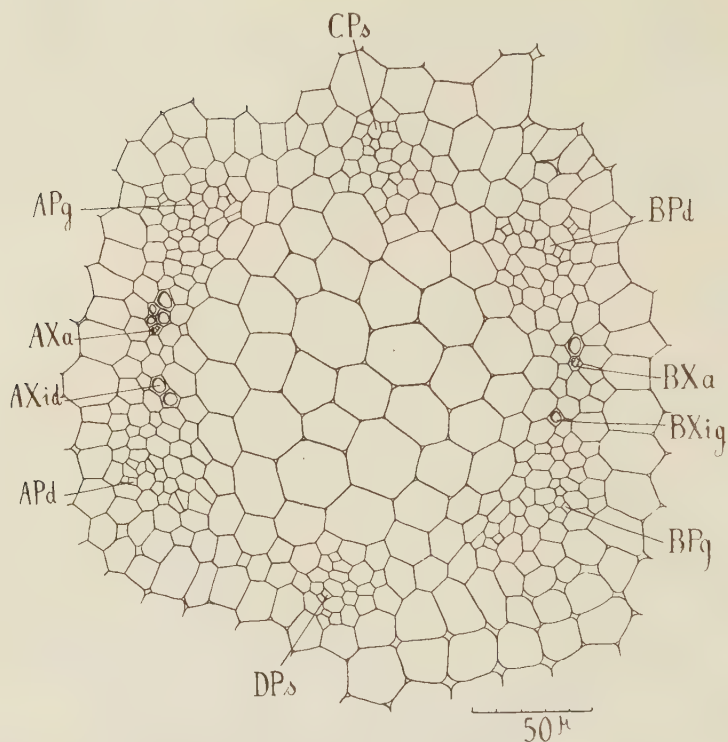


Fig. 63. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule C. — Tige hypocotylée (près du sommet).

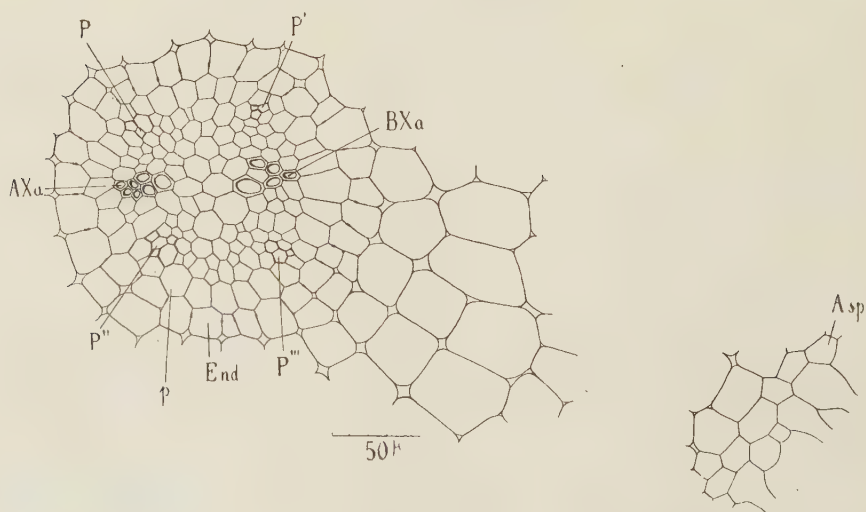


Fig. 64. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule D. — Base de la racine.

La section transversale de la base de la racine (fig. 64) montre encore quatre groupes criblés présentant la situation habituelle, mais *deux* groupes vasculaires alternes seulement. Ces derniers, parvenus au stade intermédiaire, sont disposés dans le plan médian. Il n'existe aucun vaisseau dans le plan intercotylédonaire. Cette structure se

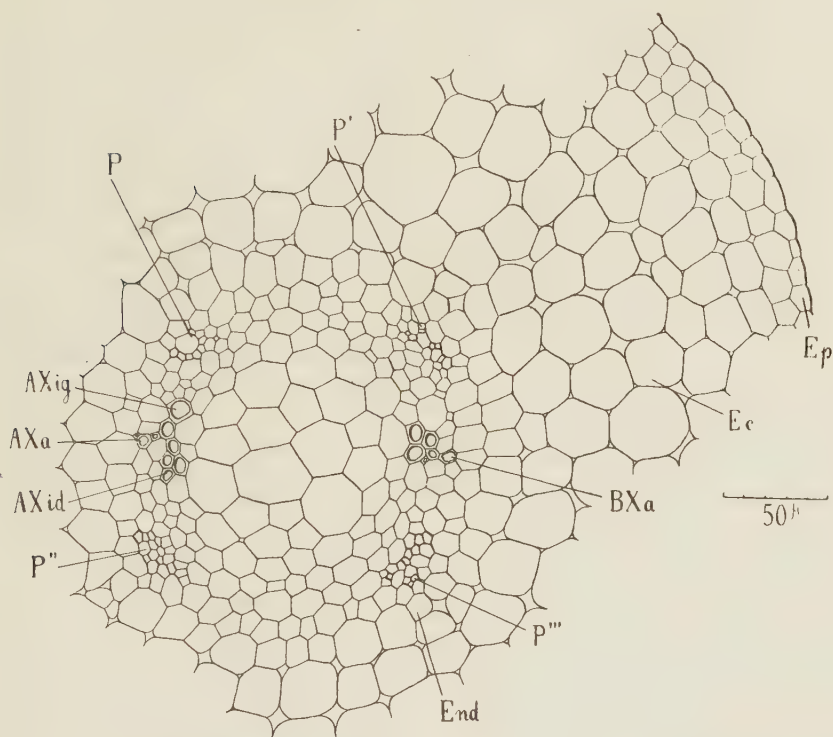


Fig. 65. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule D. — Tige hypocotylée (vers le tiers inférieur).

maintient, dans ses caractères essentiels, le long de la racine. Elle rappelle la disposition cruciforme tétrarche par la répartition du phloème mais se rattache au type diarche par l'organisation du xylème.

A aucun niveau de la radicule et de la tigelle on n'observe de xylème alterne intercotylédonaire.

Vers le tiers inférieur de la tige hypocotylée (fig. 65), la structure diffère faiblement de celle de la base de la racine. Le phloème est réparti en quatre groupes un peu plus développés et plus écartés les uns des autres qu'à la base radiculaire et les éléments alternes les plus primitifs des deux groupes vasculaires commencent à se résorber.

Au sommet de la tige hypocotylée (fig. 66), la structure comporte

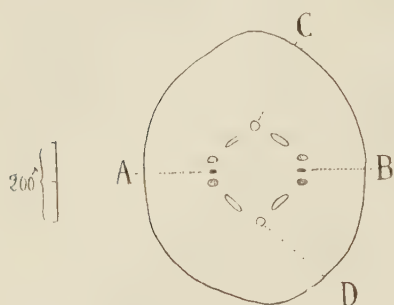


Fig. 66. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule D. — Sommet de la tige hypocotylée; A et B, convergents médians; C et D, convergents intercotylédonaire, dont le xylème n'est pas encore différencié; entre ces derniers et les convergents médians se trouvent des arcs criblés en voie de différenciation.

vergents médians s'accélère. Les fig. 68 à 73 montrent les modifications que subit de bas en haut la structure de la nervure médiane : suppression rapide du xylème alterne, développement du xylème intermédiaire, rapprochement des groupes criblés suivant le plan médian de manière à constituer un arc criblé unique superposé à l'ensemble du xylème (1). Les deux fascicules criblés intercotylédonaire en cours de différenciation au sommet de la tigelle se continuent dans les cordons procambiaux qui représentent à ce stade les nervures latérales des cotylédons. Les deux pro-

comme d'habitude deux convergents médians faiblement accélérés et, dans le plan perpendiculaire, deux fascicules criblés en voie de différenciation qui représentent les deux convergents intercotylédonaire. Le xylème des deux unités conductrices médianes est réduit à un très petit nombre de vaisseaux (deux pour le convergent B, fig. 67) correspondant à la fin de la phase alterne ; la différenciation du xylème intercotylédonaire n'a pas encore commencé.

A mesure qu'on s'élève dans les cotylédons, on constate que le développement vasculaire des deux con-

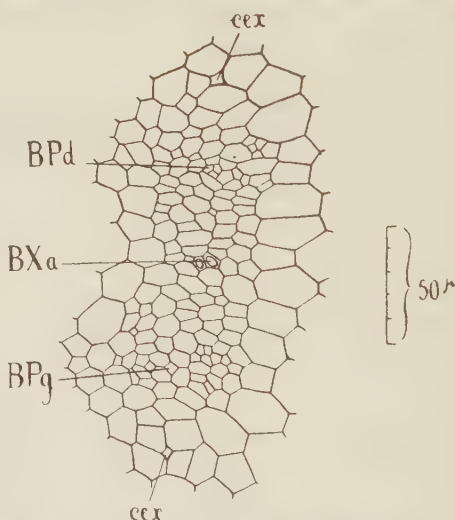
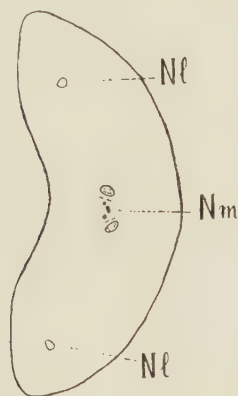


Fig. 67. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule D. (même niveau). — Dessin de détail du convergent B.

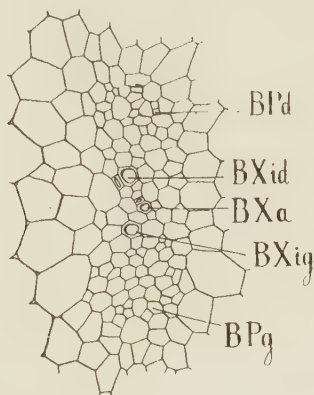
(1) La substitution progressive de la disposition superposée à la disposition alterne dans l'intérieur des cotylédons a rarement fait l'objet de figures de détail dans les travaux concernant le développement de l'appareil conducteur. Elle est habituellement indiquée par une simple description quelquefois accompagnée de schémas sommaires. Il y a lieu cependant de mentionner à cet égard les dessins de détail illustrant le mémoire de A. DAUPHINÉ sur les Centrospermées [79], où ce phénomène est figuré d'une façon très complète.

nières feuilles épicotylées sont encore à l'état d'ébauches méristématiques.



100 μ

68



50 μ

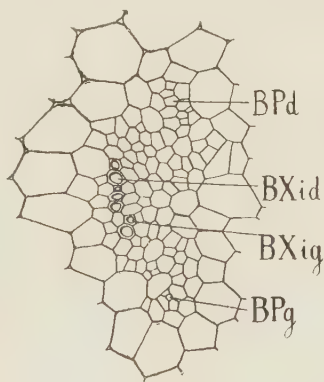
69

Fig. 68 et 69. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule D. — L'un des cotylédons (région basilaire); schéma d'ensemble et dessin de détail de la nervure médiane.

La différence essentielle entre cette plantule et les précédentes est



200 μ



50 μ

Fig. 70 et 71. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule D. — L'un des cotylédons (niveau légèrement plus élevé que le précédent); schéma d'ensemble et dessin de détail de la nervure médiane.

la suppression complète du xylème alterne primitif dans les convergents intercotylédonaires.

En résumé, si l'on compare les coupes transversales faites dans la racine des quatre plantules décrites on constate les modifications suivantes :

Dans la plantule A le xylème alterne de l'un des convergents

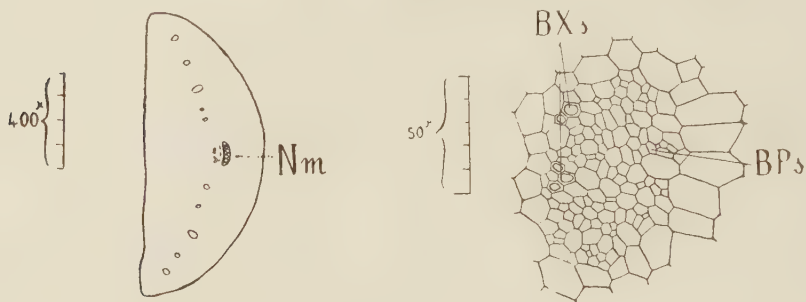


Fig. 72 et 73. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule D. — L'un des cotylédons (niveau encore plus élevé que celui des fig. 70 et 71).

intercotylédonaires montre une différenciation aussi primitive que celui des convergents médians.

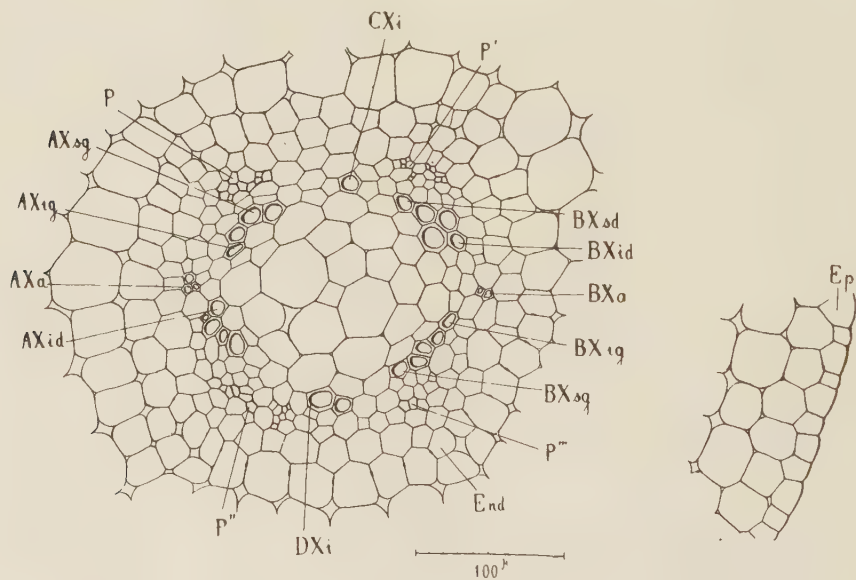


Fig. 74. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule E. — Base de la tige hypocotylée.

Dans la plantule B, les groupes xylémiques alternes des quatre convergents présentent, au niveau de la fig. 54, un caractère aussi primitif et un développement à peu près égal.

Dans la plantule C, le xylème alterne des deux convergents intercotylédonaire est plus réduit que celui des deux médians et s'éteint inférieurement près de la base radiculaire ; dans la même région, les groupes criblés s'unissent deux à deux dans le plan intercotylédonaire réalisant ainsi avec les deux xylèmes médians la structure diarche typique.

Enfin, dans la plantule D, le xylème alterne primitif des deux convergents intercotylédonaire est complètement supprimé dans le développement.

Il y a lieu de tenir compte des différences d'âge, d'ailleurs relativement faibles que présentent ces quatre plantules, mais cette considération ne change rien à la signification des faits qui viennent d'être rappelés : *la comparaison des quatre individus choisis montre une réduction progressive, pouvant aller jusqu'à la suppression complète, du xylème alterne des convergents intercotylédonaire ; par suite de l'accélération de plus en plus grande de ces derniers, la structure tétrarche primitive tend à faire place à la structure diarche*. L'étude morphogénétique comparée des plantules d'*Ambrosia tenuifolia* nous conduit donc au même résultat que celle de l'*Echinops Ritro*.

Description d'un état plus âgé (plantule E). — Pour compléter l'étude de l'*A. tenuifolia* je décrirai maintenant, comme pour l'*E. Ritro*, un individu dont le développement n'a été arrêté qu'après la différenciation des groupes vasculaires médians des deux premières feuilles épicotylées.

A la base de la tige hypocotylée (fig. 74), les deux groupes vasculaires médians dont les éléments alternes en voie de résorption sont encore bien visibles, présentent chacun deux ailes de xylème intermédiaire à l'extrémité desquelles sont déjà différenciés, en face des quatre groupes de phloème, plusieurs vaisseaux superposés. Les deux groupes vasculaires intercotylédonaire sont représentés respectivement par un et deux vaisseaux. Ceux-ci, séparés de l'endoderme par deux rangs de cellules conjonctives, sont beaucoup plus volumineux que les éléments alternes AXa et BXa ; ils ne présentent encore aucun signe de résorption et paraissent contemporains des vaisseaux intermédiaires des groupes médians. Dans la racine, ces vaisseaux intercotylédonaire s'éteignent suivant un processus sur lequel je reviendrai dans la deuxième partie et la disposition diarche s'établit.

Deux des quatre groupes criblés de la base de la tige hypocotylée, opposés en diagonale, se continuent vers le haut sans modifier leur position par rapport au xylème médian le plus proche. Les deux autres

se continuent chacun par deux fascicules criblés dont l'un se dirige à peu près verticalement en conservant sa situation vis-à-vis de l'aile vasculaire voisine, tandis que l'autre, s'écartant légèrement, va se placer dans le plan intercotylédonaire.

Vers le tiers supérieur de la tigelle (fig. 75), la portion vasculaire alterne des deux convergents médians est réduite à un seul élément presque complètement détruit ; les premiers vaisseaux intermédiaires

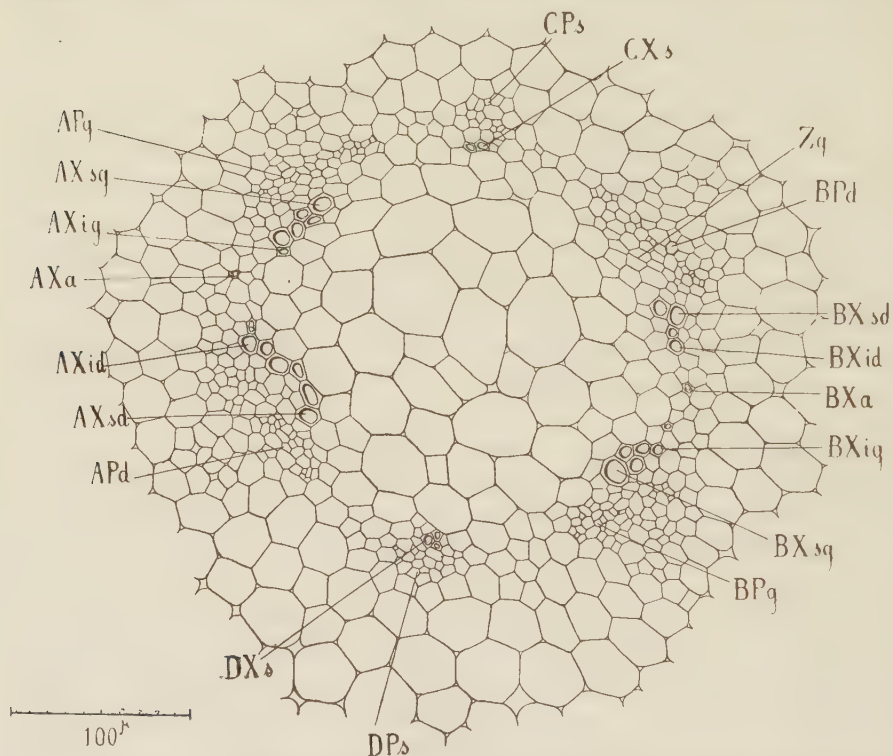


Fig. 75. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule E. — Tige hypocotylée (vers le tiers supérieur).

commencent à se résorber et le xylème superposé est déjà bien développé. Les deux autres convergents sont représentés au même niveau par deux groupes cribro-vasculaires diamétralement opposés dans le plan intercotylédonaire.

Près du sommet de la tigelle (fig. 76 et 77), dans les espaces compris entre les convergents médians et intercotylédonaire, se sont différenciés de nouveaux îlots de phloème en dedans desquels apparaissent déjà quatre groupes de vaisseaux superposés. Ceux-ci sont répartis à droite et à gauche des groupes libéro-ligneux intercotylédonaire, en deux paires opposées. Ces quatre groupes cribro-vasculaires d'appa-

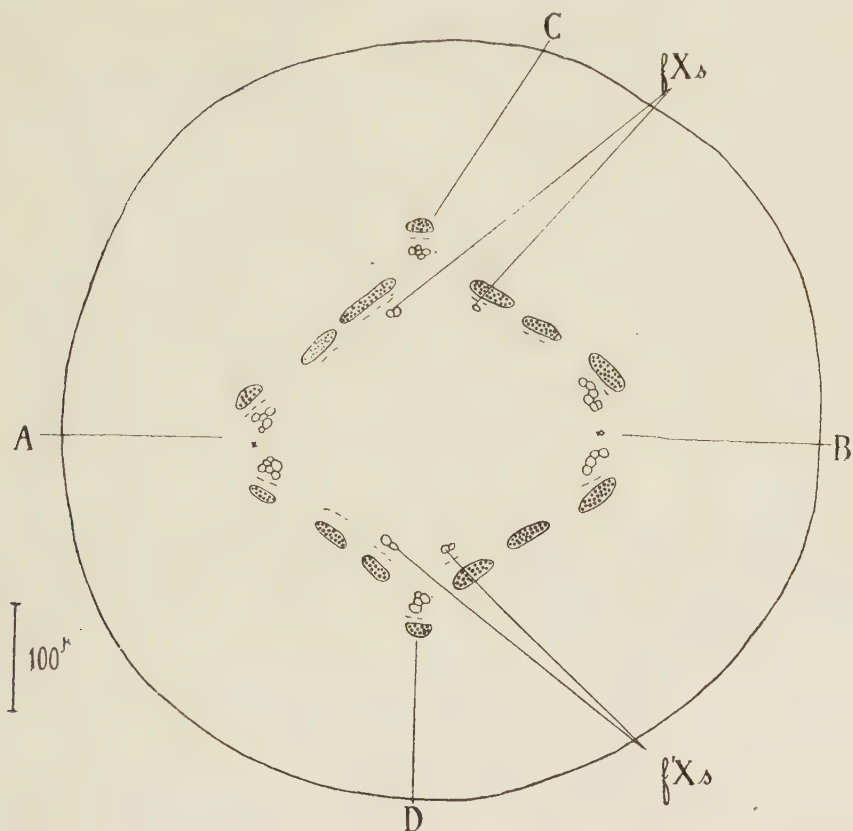


Fig. 76. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule E. — Tige hypocotylée (près du sommet), schéma d'ensemble; fX_s et $f'X_s$, groupes xylémiques superposés correspondant aux deux premières feuilles épicotylées.

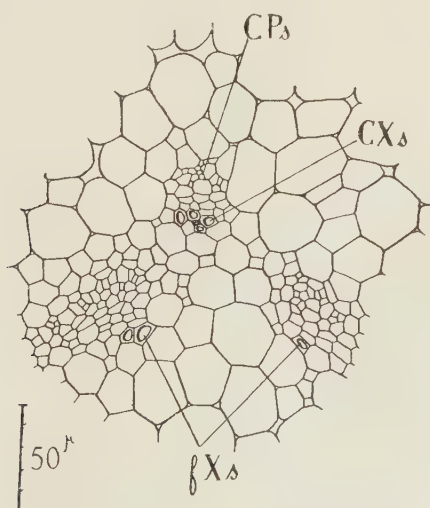


Fig. 77. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule E. — Détail d'un secteur de la figure précédente

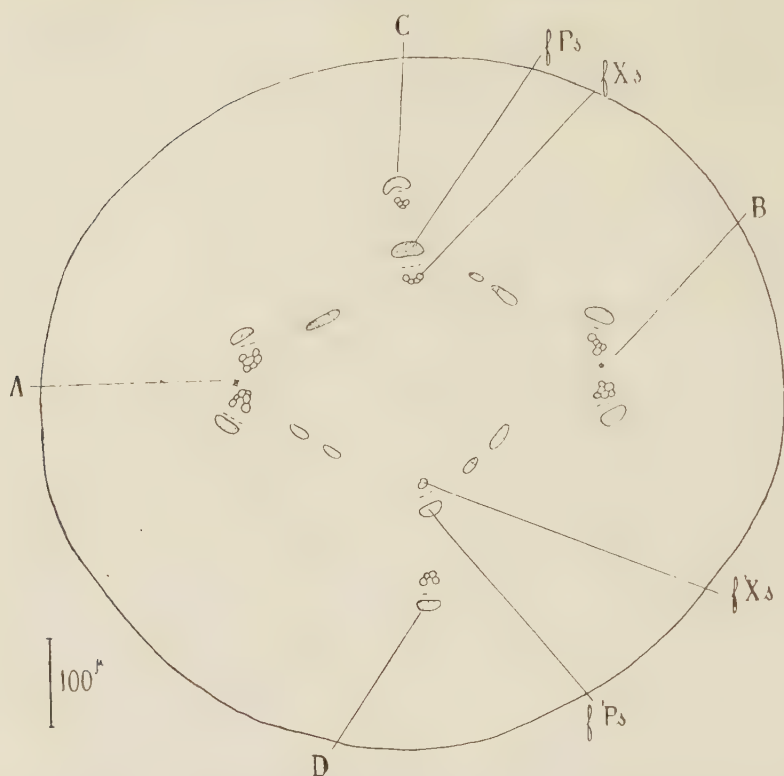


Fig. 78. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule E. — Sommet de la tige hypocotylée: *fPs* et *fXs*, groupes criblés superposés correspondant aux deux premières feuilles épicotylées.

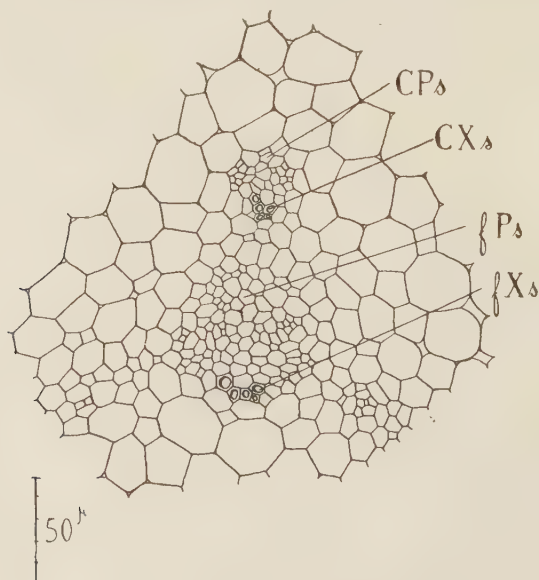


Fig. 79. — *Ambrosia tenuifolia*. — Détail d'un secteur de la fig. 78.

rition récente font partie des systèmes conducteurs correspondant aux deux premières feuilles épicotylées.

Au sommet de la tigelle (fig. 78 et 79), les deux convergents médians s'écartent un peu en dehors de manière à se continuer dans les nervures médianes des cotylédons. Les deux groupes libéro-ligneux, qui

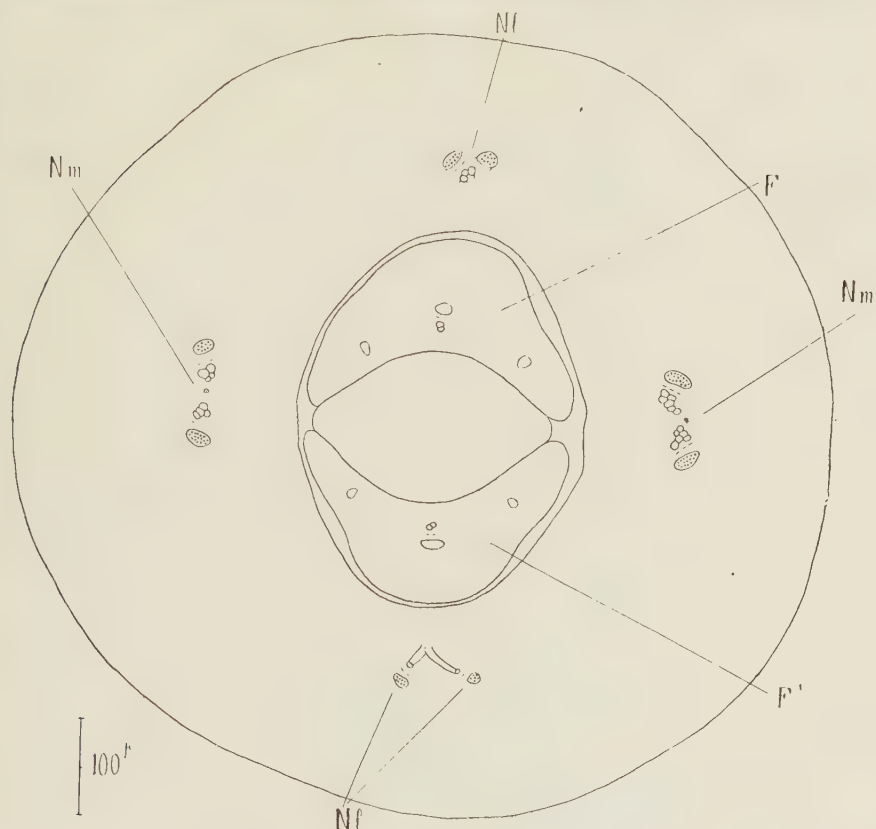


Fig. 80. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule E. — Base cotylédonaire et premières feuilles épicotylées; *Nm* et *Nl*, nervure médiane et nervures latérales cotylédonaires; *F*, *F'*, premières feuilles épicotylées.

représentent les convergents intercotylédonaires, s'infléchissent également vers l'extérieur et se continuent chacun par deux fascicules qui forment les nervures latérales. Quant aux quatre groupes cribro-vasculaires d'origine récente, ils se montrent complètement confondus deux à deux dans le plan intercotylédonaire; les deux systèmes ainsi constitués forment plus haut (fig. 80) les nervures médianes des deux premières feuilles épicotylées dont les nervures latérales sont encore à l'état de cordon procambial.

CHAPITRE IV

Etude d'une espèce normalement pourvue de deux groupes vasculaires alternes médians et de deux groupes vasculaires superposés intercotylédonaire (*Dimorphotheca pluvialis* Moench)

La structure anatomique des plantules du Souci pluvial (*Dimorphotheca pluvialis* Moench) a déjà été indiquée sommairement par LEE [138] dans un mémoire consacré à des germinations de Composées. Après avoir mentionné l'existence fréquente dans cette espèce d'indi-



Fig. 81. — *Dimorphotheca pluvialis* Moench.

vidus tricotyles ou présentant une division cotylédonaire plus ou moins profonde, fait déjà signalé antérieurement par DUCHARTRE [93], l'auteur anglais donne les détails suivants : « Les plantules, généralement longues de 4-5 cm. environ, sont très grêles. Il n'y a pas de tube cotylédonaire et le passage s'effectue de la même façon que chez le *Tridax procumbens* (espèce décrite de façon plus détaillée par l'auteur du mémoire), mais est d'un type très réduit, les faisceaux vasculaires étant très petits ».

Par l'organisation de son appareil conducteur, la plantule de cette Composée peut être regardée comme un bon exemple de transition entre les cas de structure cruciforme tétrarche typique décrits plus haut et la structure diarche simple. De plus, cette espèce m'a fourni de nombreuses germinations anormales dont certaines seront décrites plus loin (cf. 3^e partie, p. 169). Pour ces deux raisons, je crois utile de reprendre l'étude de la plantule normale avec quelque détail.

L'échantillon qui a servi à rédiger la description suivante a été recollé et fixé très peu de temps avant la différenciation des groupes vasculaires correspondant aux nervures des premières feuilles épicotylées, par conséquent au moment le plus favorable pour l'étude complète de l'appareil conducteur desservant les cotylédons.

Morphologie externe. — La plantule étudiée (fig. 81) présente environ 5 cm. 5 de longueur. La racine, longue de 22 mm., ne possède

pas encore de radicelles. La tige hypocotylée est très grêle et relativement allongée (25 mm. environ). Les deux cotylédons, longs de 9 mm.,

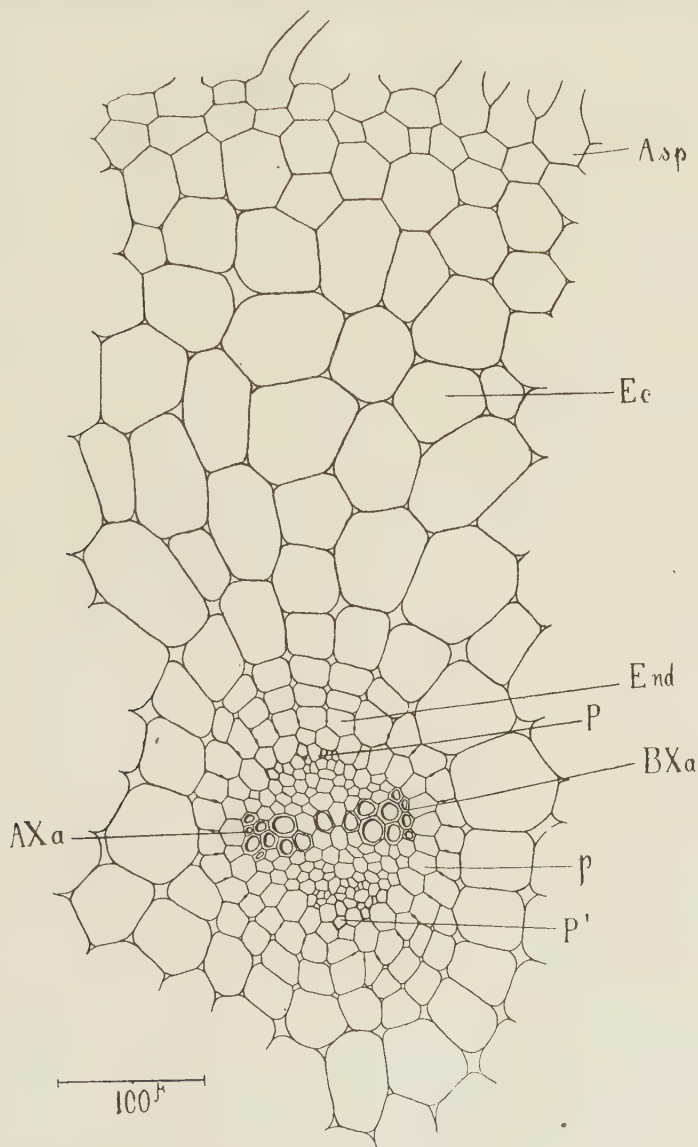


Fig. 82. — *Dimorphotheca pluvialis*. — Coupe transversale de la racine (près du collet).

sont simples, plans, oblongs, à sommet obtus. Leur largeur atteint son maximum vers le tiers supérieur et diminue progressivement vers le bas. Ils sont unis par leur base en un tube très court, presque nul.

Ils présentent trois nervures principales, une médiane et deux latérales, partant toutes trois de la base du limbe et dont les ramifications, qui naissent selon le mode penné, contractent des anastomoses. L'épicotyle est encore presque nul et les deux premières feuilles épicotylées, disposées en croix avec les cotylédons, sont encore à l'état d'ébauches méristématiques. Le diamètre de la partie hypocotylée diminue assez rapidement, vers le bas, à partir de la limite inférieure de la tigelle.

Structure anatomique. — a) *Racine.* — Une section transversale faite dans la racine à une faible distance au-dessous du collet (fig. 82, présente la structure diarche. Le cylindre central contient deux groupes criblés centripètes (P et P') peu étendus dans le sens tangentiel et que traverse en leur milieu le plan vertical intercotylédonaire. Entre eux se trouvent deux groupes vasculaires alternes et centripètes (AXa et BXa). Ceux-ci sont disposés selon le plan médian cotylédonaire et tendent à se réunir en une bande ligneuse diamétrale par suite du développement centripète de leurs éléments. Dans la plantule étudiée, cette bande xylémique est presque complète au niveau considéré. La moelle est inexistante, les trois ou quatre larges éléments cellulotiques situés vers le centre de la section étant destinés à subir la différenciation vasculaire. L'espace compris entre les éléments de phloème les plus récents et la bande vasculaire diamétrale est également comblé par des cellules de conjonctif, dans lesquelles ne se dessine encore aucune cloison secondaire. Cet appareil conducteur diarche est entouré extérieurement par une assise de conjonctif péricyclique.

Autour de ce cylindre central, existe un endoderme très différencié dont les cellules, de section pentagonale, présentent sur leurs faces latérales et transverses le cadre plissé et subérisé habituel. Cette assise endodermique, simple en face des groupes vasculaires, est recloisonnée tangentiellement vis-à-vis des groupes criblés. Dans la partie ainsi stratifiée, on observe entre les assises de cellules endodermiques, dans les angles de celles-ci, de petits méats losangiques qui jouent le rôle de canaux sécréteurs (VAN TIEGHEM [177]). Le reste de l'écorce se subdivise assez nettement en deux régions : un parenchyme cortical interne présentant les caractères habituels (files radiales de cellules à section carrée, arrondies aux angles, superposées aux éléments de l'endoderme et laissant entre elles des méats quadrangulaires), et un parenchyme cortical externe dépourvu de toute régularité dans la forme et la disposition des cellules et à la périphérie duquel ne s'est encore produite à ce stade aucune subérification. L'ensemble de la coupe, délimité par une assise pilifère qui montre déjà un début de dégéné-

rescence, présente environ 1 mm. d'épaisseur. Ce diamètre diminue progressivement, surtout dans le premier quart à partir de la base. La structure reste la même dans ses caractères essentiels jusque dans la région de croissance, mais les groupes vasculaires s'étendent de moins en moins vers le centre à mesure qu'on s'approche du sommet et s'éteignent avant les groupes criblés.

b) *Tige hypocotylée*. — Cette structure se retrouve à la base de la tigelle sans autre changement que la substitution de l'épiderme à l'assise pilifère. Elle se modifie progressivement de bas en haut par

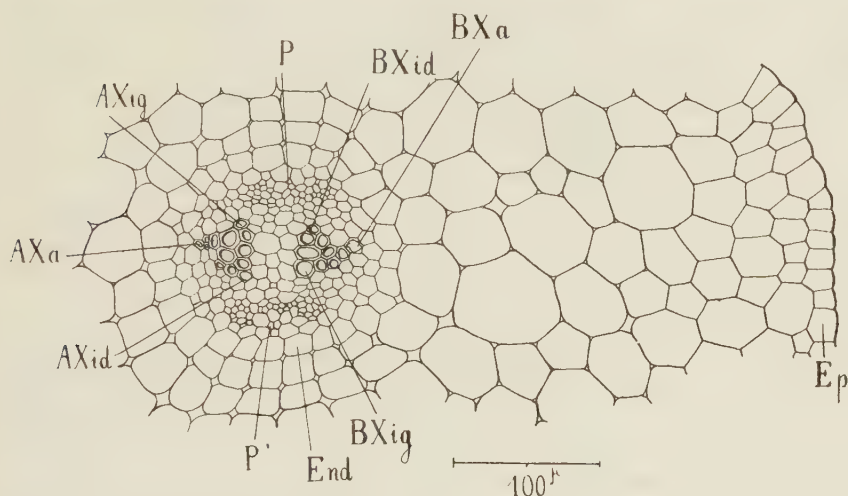


Fig. 83. — *Dimorphotheca pluvialis*. — Coupe transversale dans la partie inférieure de la tige hypocotylée (près du milieu).

réduction de plus en plus grande des éléments vasculaires alternes primitifs et développement de plus en plus précoce des vaisseaux intermédiaires et superposés.

Près du milieu de la tigelle (fig. 83) ces modifications sont déjà fortement accusées. Les deux groupes criblés se sont considérablement accrus tangentielllement de sorte qu'ils forment ici deux bandes beaucoup plus larges que dans la racine. Les deux groupes vasculaires sont largement séparés au centre par des éléments conjonctifs médullaires. Dans chacun d'eux, les vaisseaux nettement alternes et centripètes (AXa et BXa) sont moins nombreux qu'à la base de la racine et les premiers d'entre eux commencent à montrer des signes de résorption. A droite et à gauche de ce xylème centripète, se sont différenciés des vaisseaux intermédiaires (AXid, BXid, AXig, BXig) qui

tendent à constituer deux ailes de part et d'autre de la direction centripète primitive. Les éléments de conjonctif qui séparent ces vaisseaux intermédiaires des éléments criblés ne fonctionnent pas encore comme cellules génératrices. Le péricycle et l'endoderme ont les mêmes caractères que dans la racine, ce dernier se montrant toutefois simplement dédoublé en face des arcs de phloème. Le parenchyme cortical

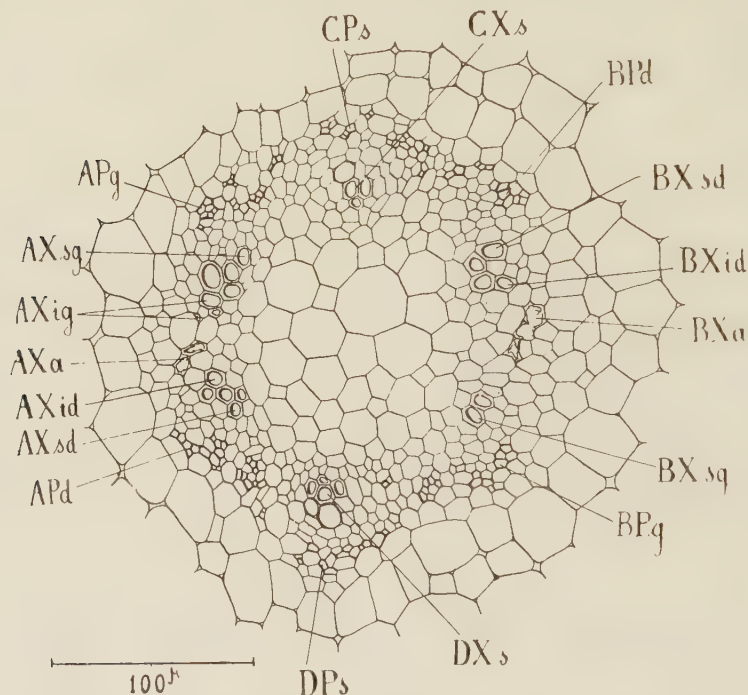


Fig. 84. — *Dimorphotheca pluvialis*. — Partie supérieure de la tige hypocotylée; *CXs* et *DXs*, groupes vasculaires superposés constituant avec les portions de phloème *CPs* et *DPs* les groupes libéro-ligneux intercotylédonaires.

ne présente rien de particulier, mais est moins épais que dans la racine. L'ensemble de la section, régulièrement circulaire, délimité par un épiderme à cuticule très mince ne présente que 0 mm. 8 de diamètre par suite d'un léger amincissement de l'écorce tandis que l'épaisseur du cylindre central est sensiblement la même que dans la racine.

Dans la partie supérieure de la tige hypocotylée (fig. 84), la disposition de l'appareil conducteur cotylédonaire est considérablement modifiée. Le phloème constitue deux arcs plus ou moins discontinus très allongés convexes vers l'extérieur, cette convexité étant surtout

accusée au voisinage du plan intercotylédonaire. Dans chacun de ces arcs de phloème, dont la constitution est assez complexe, on peut distinguer : 1° deux portions marginales qui se continuent plus haut en deux fascicules accompagnant respectivement les deux groupes vasculaires médians et dont les éléments les plus primitifs appartiennent à la phase alterne ; 2° une portion moyenne formée uniquement d'éléments superposés et disposée vis-à-vis d'un groupe de vaisseaux superposés et centrifuges situé du même côté du cylindre central, dans le plan intercotylédonaire ; entre la portion moyenne et les portions marginales existent encore, plus ou moins confondus avec elles, de petits groupes d'éléments criblés d'origine récente se continuant supérieurement dans les cordons procambiaux des premières feuilles épicotylées dont le xylème n'est pas encore différencié à ce stade. Ces différentes parties de chaque arc criblé paraissent à peu près contiguës au niveau de la figure 84 mais s'individualisent plus nettement dans les sections transversales immédiatement supérieures.

Dans les deux groupes vasculaires médians, les vaisseaux alternes et centripètes, encore plus réduits en nombre que dans la région moyenne de la tigelle, ont leur membrane fortement altérée et certains d'entre eux, déjà résorbés, sont remplacés par des lacunes contenant des débris de paroi lignifiée. Des vaisseaux intermédiaires nombreux, développés dans le sens tangentiel de part et d'autre des deux groupes de xylème alterne médians, constituent deux ailes disposées en face des portions de phloème accompagnant ces derniers. Sur le bord externe de ces deux ailes, apparaissent déjà des vaisseaux superposés en petit nombre.

Ces deux systèmes conducteurs médians, pourvus chacun d'un groupe de xylème centripète par lequel débute le développement vasculaire, représentent, avec les deux portions de phloème qui les accompagnent respectivement, deux convergents exactement homologues des deux systèmes semblables disposés suivant le plan médian cotylédonaire dans le type cruciforme tétrarche.

Les deux groupes vasculaires CXs et DXs, situés dans le plan de séparation des cotylédons, et formés exclusivement d'éléments superposés et centrifuges, constituent avec la portion moyenne des deux arcs criblés deux autres systèmes conducteurs élémentaires qui s'individualisent complètement dans les sections transversales supérieures. Ceux-ci doivent être considérés comme des formations ontogénétiquement distinctes des deux convergents médians. Ils se raccordent vers le bas

avec ces derniers, mais on a vu plus haut que l'on peut constater un semblable raccordement pour les convergents intercotylédonaire de l'*Echinops Ritro* (cf. Chapitre II, plantule D, p. 51) et il en est souvent de même chez *Ambrosia tenuifolia* (cf. 2^e partie, Chapitre I, p. 123). Les relations de ces groupes cribro-vasculaires intercotylédonaire et des convergents médians seront d'ailleurs étudiées dans le chapitre suivant. L'étude morphogénétique comparée des plantules de diverses espèces de Composées m'a conduit à considérer ces deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire de la tigelle du *Dimorphothea pluvialis* comme représentant deux convergents intercotylédonaire qui ont perdu, par une accélération évolutive très marquée, les éléments alternes primitifs de leur phloème et de leur xylème et dont le développement débute par la phase superposée. La tige hypocotylée du *D. pluvialis* présente en effet normalement une organisation libéro-ligneuse semblable à celle de la plantule C d'*Echinops Ritro* (cf. plus haut Chapitre II, p. 46) et la similitude de ces deux cas est telle qu'il paraît absolument impossible de leur appliquer une interprétation différente.

Le conjonctif qui englobe cet appareil conducteur complexe diffère de celui qui a été décrit pour la région moyenne de la tige hypocotylée par un élargissement considérable de la moelle et un léger épaissement du péricycle vis-à-vis des deux groupes vasculaires médians, ce dernier résultant de la non-différenciation par accélération basifuge, de l'élément le plus externe du xylème centripète. Le cylindre central ainsi constitué a une épaisseur bien plus grande que dans le milieu de la tigelle.

L'endoderme ne présente plus de cadres subérisés. La subdivision du parenchyme cortical en une zone externe et une zone interne n'est plus reconnaissable. L'ensemble de la section (environ 0 mm. 95 dans le plan intercotylédonaire sur 0 mm. 70 dans le sens perpendiculaire) n'est plus circulaire mais elliptique à cause de la proximité de la base des cotylédons.

Près du sommet de la tigelle, immédiatement au-dessous du niveau où les différents systèmes conducteurs s'incurvent vers l'extérieur de manière à pénétrer dans les bases cotylédonaire, la structure est à peu près la même. On constate cependant que les groupes libéro-ligneux intercotylédonaire sont plus éloignés du centre de la section ; les petits groupes de phloème, situés entre eux et les convergents médians, cheminent isolément sur un très bref parcours puis, tout à fait au sommet de la tigelle (fig. 85) se rapprochent du plan de sépa-

ration des cotylédons et tendent à constituer perpendiculairement à celui-ci deux bandes diamétralement opposées plus ou moins étalées, continues ou non, situées en dedans des deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire. Ces deux bandes de phloème, dont la différenciation paraît encore incomplète, se continuent supérieurement dans les cordons procambiaux des deux premières feuilles épicotylées.

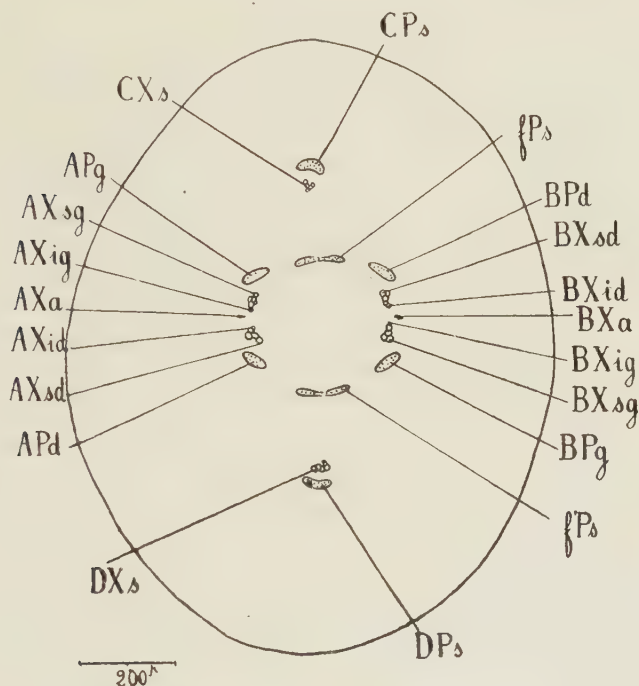


Fig. 85. — *Dimorphotheca pluvialis*. — Sommet de la tige hypocotylée; *fPs* et *f'Ps*. phloème en voie de différenciation se continuant supérieurement dans les feuilles épicotylées.

Les deux systèmes cribro-vasculaires intercotylédonaire, fortement infléchis vers l'extérieur au sommet de la tigelle, se divisent chacun en deux branches qui obliquent légèrement l'une à droite, l'autre à gauche du plan intercotylédonaire et pénètrent en se redressant dans la base commune des cotylédons dont elles forment les nervures latérales. Celles-ci présentent la structure superposée sur tout leur parcours. Les deux unités conductrices médianes s'infléchissent également vers l'extérieur et constituent supérieurement les nervures médianes des cotylédons.

c) *Cotylédons*. — Immédiatement au-dessus du nœud, les cotylédons (fig. 86) restent soudés par leurs bords en un tube très court. Celui-ci enveloppe les ébauches méristématiques des deux premières feuilles épicotylées dont le plan de symétrie coïncide avec le plan intercotylédonaire. Ces deux premières feuilles épicotylées embrassent dans leur concavité le massif initial. Leurs systèmes conducteurs sont encore à l'état procambial.

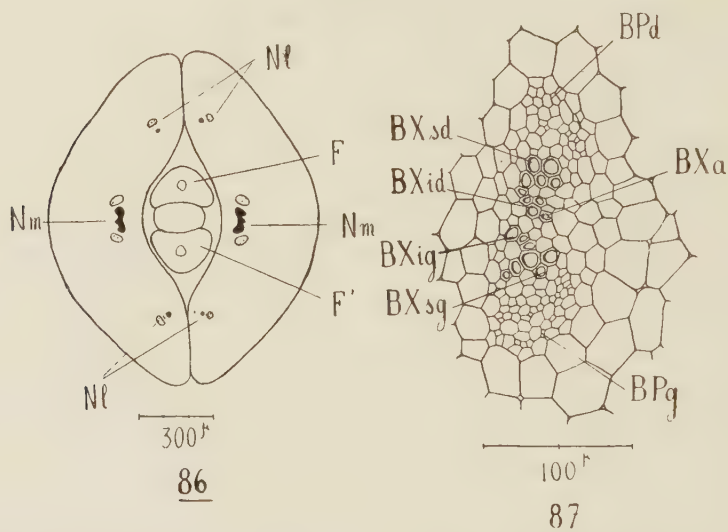


Fig. 86 et 87. — *Dimorphotheca pluvialis*. — Base des cotylédons et premières feuilles épicotylées; fig 87, détail de la nervure médiane du cotylédon de droite.

L'organisation des deux convergents médians à la base des cotylédons n'est pas sensiblement plus évoluée que dans la partie supérieure de la tige hypocotylée. Les deux fascicules criblés sont largement séparés par des éléments de conjonctif disposés dans le plan médian. Les éléments vasculaires alternes sont en très petit nombre, un ou deux (BXa, fig. 87), et en voie de résorption; aux vaisseaux intermédiaires assez nombreux se sont ajoutés quelques vaisseaux superposés (BXsd, BXsg) séparés du phloème par des cellules de conjonctif ne présentant pas encore de cloisons secondaires nettement différenciées.

A une faible distance au-dessus de la base cotylédonaire (fig. 88), les deux fascicules criblés de la nervure médiane se rapprochent l'un de l'autre par suite de la différenciation de nouveaux éléments de phloème dans le plan de symétrie. A ce niveau, les vaisseaux fran-

chement alternes et centripètes sont absents, les vaisseaux intermédiaires en très petit nombre et partiellement résorbés ; les vaisseaux superposés sont plus nombreux mais les cellules conjonctives qui les séparent du phloème ne montrent pas encore de cloisons secondaires nettement orientées.

Plus haut encore (fig. 89), mais toujours à une assez faible distance de la base cotylédonaire, la nervure médiane est constituée par un groupe cribro-vasculaire exclusivement formé d'éléments superposés et pourvu d'une zone génératrice (Zg, fig. 89) bien marquée ; elle conserve cette structure superposée sur tout le reste de son trajet, mais se réduit progressivement de bas en haut par suite de la libération des nervures secondaires à différentes hauteurs.

Le parenchyme chlorophyllien est à peu près homogène dans la région voisine de la base cotylédonaire ; il tend à se différencier plus

haut en un tissu palissadique à éléments peu allongés surmontant un tissu lacuneux très dense. Les stomates paraissent à peu près également répartis sur les deux faces.

En résumé, la plantule de *Dimorphotheca pluvialis*, au stade envisagé, peut être considérée comme formée par deux moitiés symétriques séparées par le plan intercotylédonaire. Ces deux moitiés correspondent à

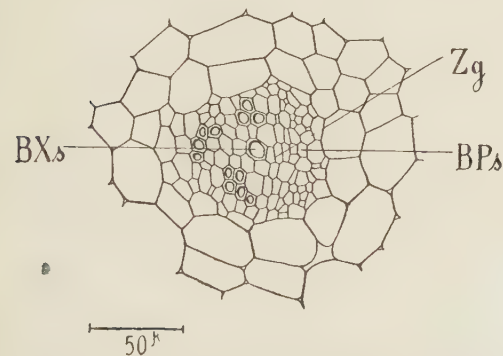


Fig. 89. — *Dimorphotheca pluvialis*. — Structure de la nervure médiane cotylédonaire à un niveau plus élevé que celui de la figure précédente.

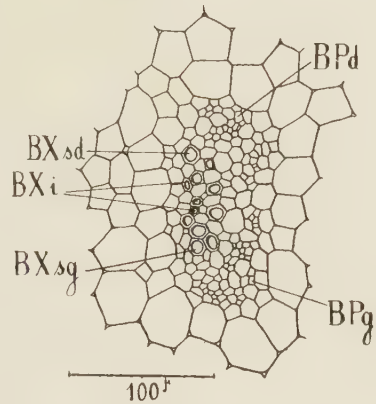


Fig. 88. — *Dimorphotheca pluvialis*. — Région inférieure des cotylédons, nervure médiane.

deux unités morphologiques ou phyllorhizes, entièrement libres par leurs feuilles (cotylédons) sauf sur une très faible distance à la base, soudées de plus en plus intimement de haut en bas par leurs caules et leurs rhizes.

L'appareil conducteur comprend :

1° Deux convergents médians, à développement faiblement accéléré, placés dans le plan de symétrie des deux phyllorhizes. Complètement distincts au sommet de la tigelle, ces deux convergents se fusionnent plus bas par le phloème, et leurs groupes de xylème alternent eux-mêmes arrivent en contact vers la base de la racine par leurs éléments les plus récents.

2° Deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaires situés au sommet de la tige hypocotylée dans le plan d'union des deux phyllorhizes. Ces deux systèmes se continuent supérieurement dans les nervures latérales cotylédonaires. Leur situation, leur comportement vers le haut et vers le bas et l'étude comparée de diverses autres espèces de Composées m'ont conduit à considérer ces groupes libéro-ligneux intercotylédonaires de *D. pluvialis* comme représentant deux convergents intercotylédonaires (homologues de ceux d'*Echinops Ritro* et d'*Ambrosia tenuifolia*) dont le développement, beaucoup plus accéléré que celui des convergents médians, débute par la phase superposée.

CHAPITRE V

Sur les relations des systèmes cribro-vasculaires intercotylédonaire et des convergents médians

J'ai étudié les conditions dans lesquelles les groupes libéro-ligneux représentant les convergents intercotylédonaire se raccordent inférieurement avec les convergents médians chez diverses Composées à structure diarche et particulièrement dans les espèces suivantes : *Dimorphotheca pluvialis* Moench, *Calendula officinalis* L., *Cnicus benedictus* L., *Centaurea crocodylium* L., *C. Centaurium* L., *C. semper-virens* L., *Onopordon illyricum* L., *O. Acanthium* L., *Centrophyllum lanatum* DC., *Microlonchus Clusii* Spach., *Silybum marianum* Gaertn., *Crupina vulgaris* Cass.

Dans toutes ces espèces la structure anatomique de la plantule présente, notamment en ce qui concerne l'organisation libéro-ligneuse, les plus étroites analogies avec le *Dimorphotheca pluvialis* déjà étudié. Elles possèdent toutes au sommet de la tige hypocotylée : 1° Deux convergents médians à développement faiblement accéléré qui constituent plus haut les nervures médianes des cotylédons ; 2° Deux systèmes conducteurs intercotylédonaire se continuant dans les nervures latérales et dont le développement, beaucoup plus accéléré débute, quel que soit le niveau considéré, par la phase superposée. Il serait inutile de décrire séparément ces espèces. Je me bornerai à indiquer que les différences de détail que l'on constate paraissent corrélatives de variations dans les dimensions transversales du cylindre central. Dans les cas où la tige hypocotylée est grêle et le cylindre central très étroit, le rapprochement de haut en bas et la confluence des différents systèmes conducteurs s'effectue sur une distance relativement faible dans la partie supérieure de la tigelle. Dans les cas où la tige hypocotylée est au contraire très épaisse et le cylindre central plus vaste, les différents groupes criblés et vasculaires se montrent isolés les uns des autres par le conjonctif sur une longueur plus grande de la tigelle et parfois jusque dans la région basilaire de la racine. Leur comportement est alors plus facile à analyser.

Dans l'ensemble des espèces étudiées, la mise en rapport des systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire avec les convergents médians

s'effectue selon deux modes principaux que l'on peut appeler : raccordement en diagonale et raccordement unilatéral. Il est probable que ces deux manières d'être sont réalisées dans un grand nombre d'espèces construites sur le même type. Il n'est donc pas inutile de les étudier avec quelque détail.

A. — RACCORDEMENT EN DIAGONALE

1° *Crupina vulgaris* Cass. — Pour la description de ce mode de raccordement, je choisirai comme premier exemple une plantule de *Crupina vulgaris* où il se présente d'une façon particulièrement typi-

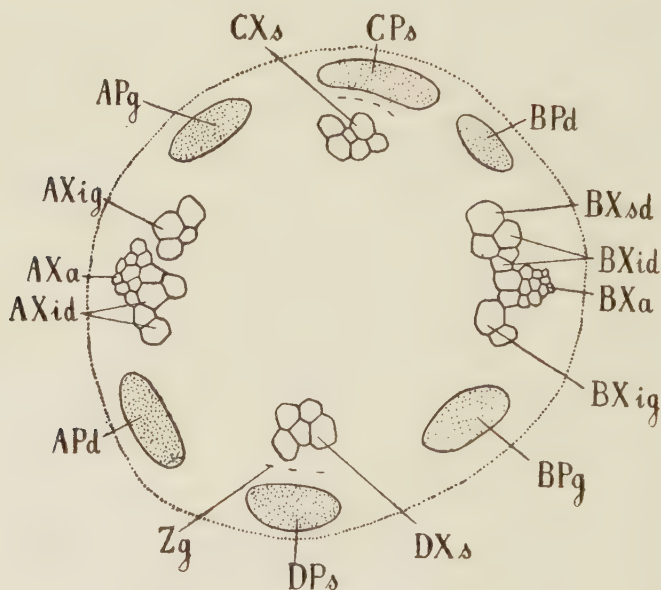


Fig. 90. — *Crupina vulgaris* Cass. — Coupe transversale de la base de la racine : cylindre central.

que. L'échantillon décrit a été fixé au moment où les groupes cribrovasculaires des premières feuilles épicotylées sont encore sur tout leur parcours à l'état de cordon procambial.

Une section transversale de la base de la racine (fig. 90) montre un cylindre central très large par comparaison avec les autres espèces de Composées à structure diarche que j'ai étudiées, et dont la constitution est beaucoup plus complexe que celle qui a été décrite au même niveau chez le Souci pluvial. En dedans de l'assise péricyclique, dans chacun des quatre secteurs délimités par le croisement à angle droit du plan

médian et du plan intercotylédonaire, on observe un fascicule de phloème assez largement étalé dans le sens tangentiel. Deux autres fascicules criblés sont disposés dans le plan intercotylédonaire, perpendiculairement à celui-ci, qui les traverse en leur milieu. Il y a donc en tout à ce niveau six fascicules de phloème.

La même section présente dans le plan médian deux groupes vasculaires alternes parvenus à la fin du stade intermédiaire et dont le xylème centripète est limité extérieurement par une seule assise péricyclique ; ceux-ci constituent, avec les quatre fascicules criblés disposés dans l'intervalle des plans médian et intercotylédonaire, les deux unités conductrices médianes de la plantule. Le conjonctif situé entre le phloème et le xylème de ces deux convergents ne présente encore aucune cloison secondaire.

Dans le plan de séparation des cotylédons sont disposés deux autres groupements xylémiques formés exclusivement de vaisseaux superposés et centrifuges. Ils constituent avec les deux fascicules criblés correspondant, dont ils sont séparés par une zone génératrice déjà bien marquée, les deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaires. Le conjonctif médullaire est très développé.

L'existence indépendante des deux groupes cribro-vasculaires intercotylédonaires et la présence de deux ailes de vaisseaux intermédiaires bien développées dans chaque convergent médian donnent à la structure du *Crupina vulgaris* à ce niveau (*base de la racine*) une assez grande ressemblance avec celle que l'on observe au même stade vers le *sommet de la tige hypocotylée* chez *Echinops Ritro*, *Ambrosia tenuifolia* et *Dimorphotheca pluvialis*.

Les deux convergents médians et les deux systèmes conducteurs représentant les deux convergents intercotylédonaires conservent leur indépendance tout le long de la tigelle dans laquelle ils s'élèvent verticalement. Le long de ce parcours les deux premiers perdent progressivement par accélération les éléments les plus primitifs de leur xylème alterne. Dans la base des cotylédons, dont ils constituent les nervures médianes, leur xylème comprend encore un très petit nombre d'éléments alternes ou intermédiaires en voie de résorption, flanqués de deux larges ailes d'éléments superposés. Les systèmes libéro-ligneux intercotylédonaires se divisent au niveau du nœud de manière à se continuer dans les nervures latérales et les nervures marginales cotylédonaires.

Le diamètre du cylindre central diminue rapidement dans la région basilaire de la racine, un peu au-dessous du niveau de la fig. 90 ; c'est

là que se produit la mise en rapport des deux systèmes conducteurs intercotylédonaire et des convergents médians. En s'éloignant de la base de la racine dans la direction du sommet, on assiste dans la série des coupes, sur une faible distance à partir de la base radiculaire, au rapprochement progressif de haut en bas des trois fascicules criblés situés de chaque côté du plan médian. Au niveau où leur union est complète, ils constituent deux lames d'abord très étalées dans le sens tangentiel mais dont la largeur diminue vers le bas. Le xylème centripète des deux convergents médians s'étend de plus en plus profondément

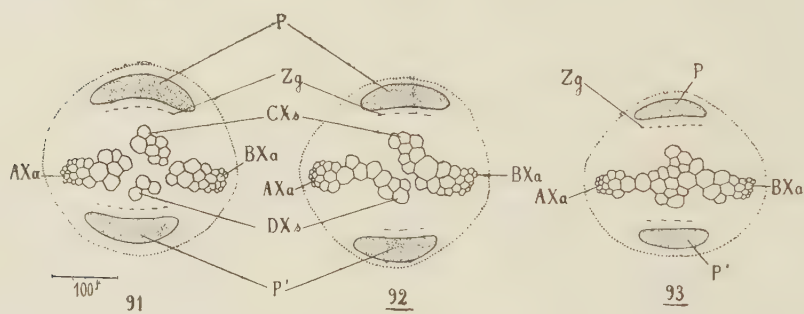


Fig. 91, 92 et 93. — *Crupina vulgaris*. — Cylindre central de la racine, à des niveaux de plus en plus éloignés de la base.

dément dans la direction du centre de la racine. Corrélativement, dans chacun d'eux le nombre des vaisseaux intermédiaires diminue progressivement. Les deux systèmes vasculaires intercotylédonaire se rapprochent peu à peu, de haut en bas, du centre de la racine, à mesure que le diamètre du cylindre central diminue (fig. 91). En même temps, ils subissent un léger déplacement tangentiel (fig. 92) de manière à se raccorder inférieurement l'un avec le xylème alterne médian AXa, l'autre avec le xylème alterne opposé BXa. Au-dessous du niveau où ce raccord est achevé les deux groupes vasculaires médians, qui constituent désormais tout le xylème, se rejoignent au centre en une bande diamétrale (fig. 93).

Dans les plantules de *Crupina vulgaris*, les systèmes xylémiques intercotylédonaire ne se comportent pas toujours exactement comme dans celle qui a été utilisée pour cette description : souvent en effet chacun de ces deux systèmes vasculaires se soude vers le bas aux deux xylèmes médians à la fois et ils constituent alors d'emblée avec ceux-ci une plaque vasculaire diamétrale plus ou moins dilatée vers le centre.

2° *Centaurea crocodylium* L. — Les plantules de cette espèce présentent une structure rappelant beaucoup celle de *Dimorphotheca pluvialis*. Le raccordement des groupes libéro-ligneux intercotylédonaires avec les convergents médians s'effectue dans les échantillons que j'ai examinés selon le même mode que dans la plantule de *Crupina vulgaris* étudiée ci-dessus ; la différence est qu'il se produit non dans la racine mais dans la partie supérieure de la tige hypocotylée.

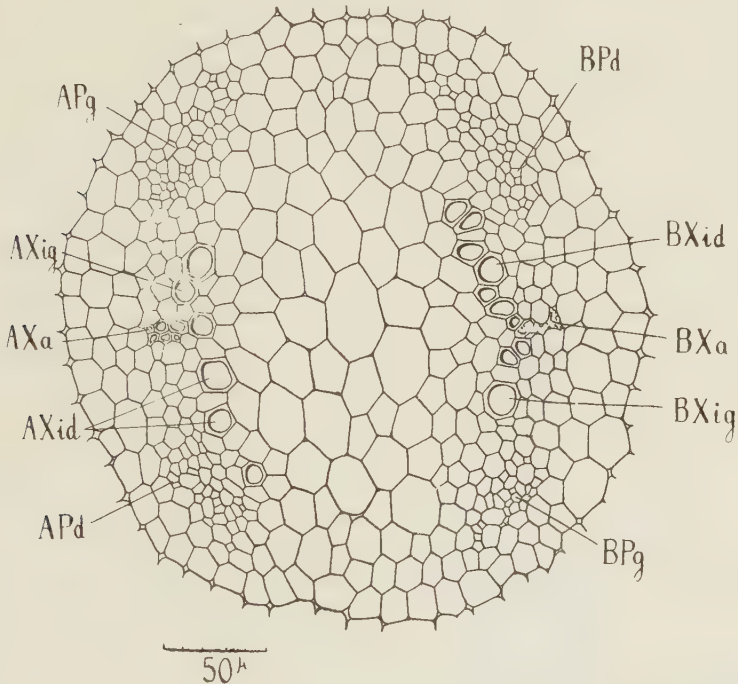


Fig. 94. — *Centaurea crocodylium* L. — Coupe transversale vers le quart supérieur de la tigelle; *AXa*, *BXa*. groupes vasculaires alternes médians en voie de résorption; *AXid*, *BXid*. vaisseaux intermédiaires droits des groupes vasculaires médians; *AXig*, *BXig*. vaisseaux intermédiaires gauches des groupes vasculaires médians. *APd*, *APg*, *BPd*, *BPg*. fascicules criblés; même échelle pour les fig. 95 et 96.

Dans une plantule fixée au moment où les premières feuilles épicotylées sont encore à l'état d'ébauches méristématiques les coupes transversales faites vers la base du quart supérieur de la tigelle présentent deux convergents médians dont les fascicules criblés sont complètement séparés (plus bas ils se réunissent deux à deux dans le plan intercotylédonaire selon le processus habituel). Le développement des deux groupes vasculaires de ces deux convergents est parvenu au début de la phase superposée (fig. 94). Le xylème alterne de chaque unité con-

ductrice, encore bien représenté mais en voie de destruction, est flanqué à droite et à gauche d'une aile de vaisseaux intermédiaires. Deux des quatre ailes xylémiques ainsi constituées, opposées en diagonale, présentent un développement plus avancé : elles se terminent chacune par un groupe de vaisseaux superposés réduit pour l'une d'elles, dans l'exemple décrit, à un seul élément vasculaire.

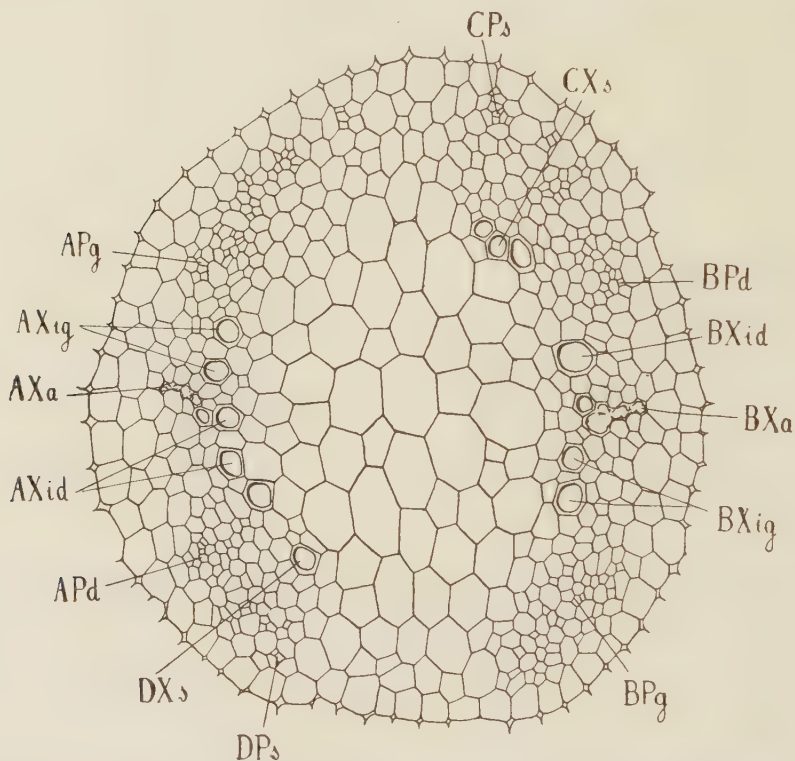


Fig. 95. — *Centaurea crocodylium*. — Partie supérieure de la tigelle (au-dessus du niveau de la figure précédente); CPs, DPg et CXs, DXs. partie inférieure des groupes criblés et des groupes vasculaires superposés intercotylédonaire.

Si l'on parcourt la série des coupes, en s'élevant vers le sommet de la tigelle, on constate que les éléments vasculaires superposés constituant l'extrémité de ces deux ailes opposées en diagonale se déplacent progressivement dans le sens tangentiel en deux directions contraires, de manière à se rapprocher du plan intercotylédonaire (fig. 95 et 96). Ils constituent avec des éléments de phloème récents développés en dehors d'eux, deux groupes cribro-vasculaires distincts. Ceux-ci, de plus en plus éloignés de bas en haut des deux convergents médians, se

disposent suivant le plan de séparation des cotylédons près du sommet de la tigelle et constituent les deux groupes libéro-ligneux intercotylédonaire (CXs-CPs et DXs-DPs, fig. 95 et 96).

Le mode de raccordement de ces derniers avec les convergents

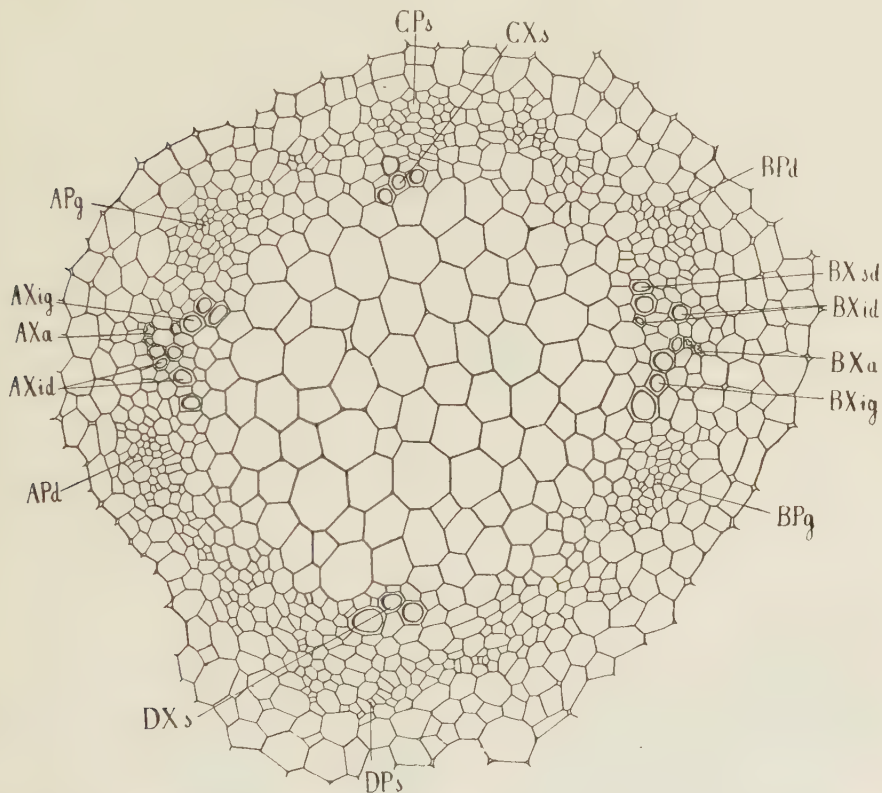


Fig. 96. — *Centaurea crocodylium*. — Sommet de la tigelle; CPs et DPd, groupes criblés intercotylédonaire; CXs et DXs, groupes vasculaires superposés intercotylédonaire.

médians est donc le même que dans l'exemple précédent, mais leur trajet vertical est localisé ici sur une faible distance au-dessous du nœud cotylédonaire.

B. — RACCORDEMENT UNILATÉRAL

Je choisirai comme exemple pour la description de ce second mode de raccordement une plantule de *Centrophylum lanatum* DC. Le choix de cette espèce n'implique nullement, ainsi qu'on le verra plus loin, que le mode de raccordement unilatéral y soit toujours réalisé.

L'échantillon choisi pour la description suivante se trouvait, comme les plantules précédemment décrites, au stade de développement le plus favorable pour cette étude : il avait été fixé très peu de temps avant la différenciation des groupes xylémiques correspondant aux premières feuilles épicotylées.



Fig. 97. — *Centrophyllum lanatum* DC. 1, 2, 3, 4. niveaux correspondant approximativement aux fig. 98, 99, 100 et 101.

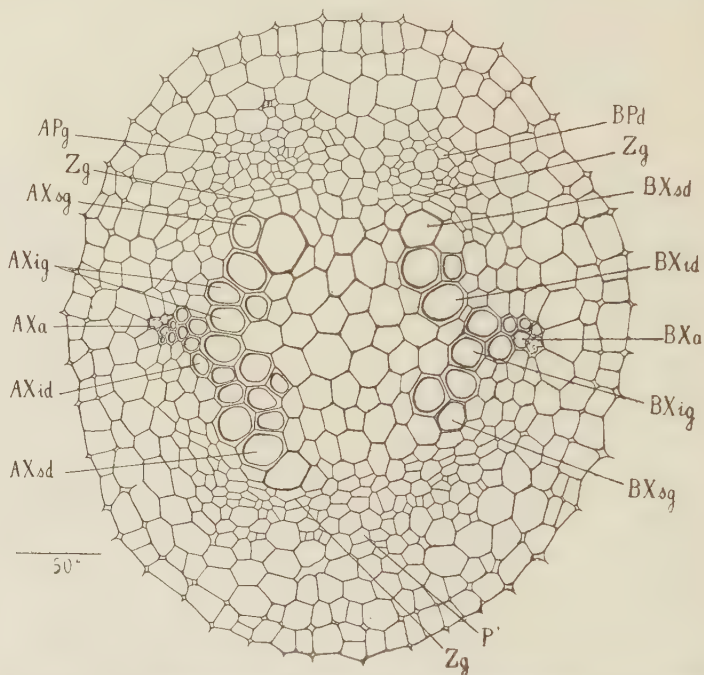


Fig. 98. — *Centrophyllum lanatum*. — Coupe transversale au niveau 1 de la fig. 97; même système de notations que pour les figures précédentes; même échelle pour les fig. 99, 100 et 101.

La mise en rapport des systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire avec les convergents médians s'effectuant chez cette espèce dans la partie supérieure de la tigelle, je me bornerai à décrire quatre niveaux (1, 2, 3 et 4, fig. 97) de plus en plus proches du nœud cotylédonaire.

Au niveau 1 (fig. 98), les deux convergents médians A et B présentent une portion vasculaire centripète encore bien visible et deux ailes largement divergentes dont le développement est parvenu au début de la phase superposée. Les ailes du convergent A sont formées de vaisseaux beaucoup plus nombreux et paraissent plus évoluées que celles du convergent B. Par suite de cette différence de structure les deux moitiés de la coupe sont nettement dissymétriques par rapport au plan intercotylédonaire.

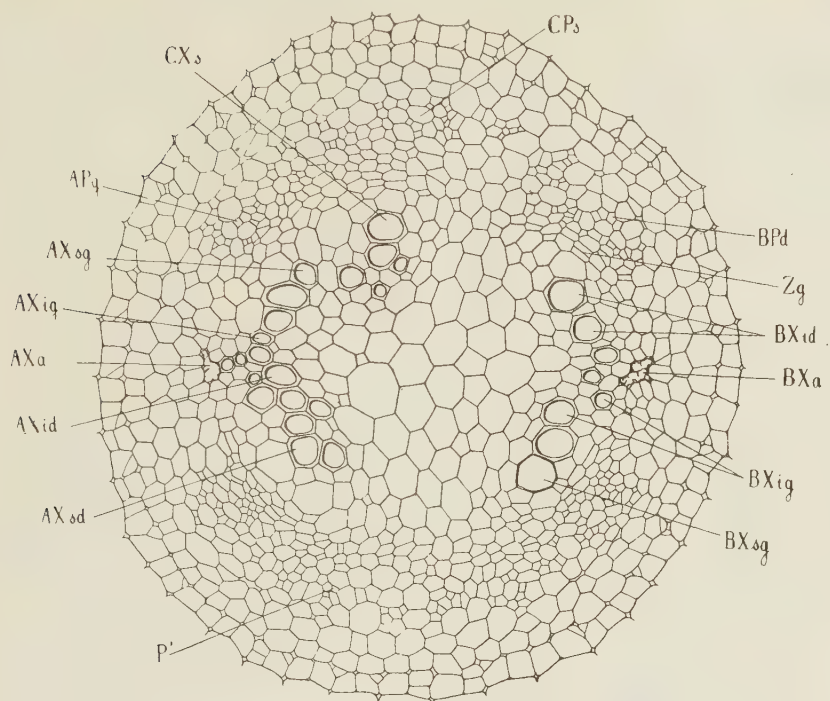


Fig. 99. — *Centrophyllum lanatum*. — Coupe transversale au niveau 2.

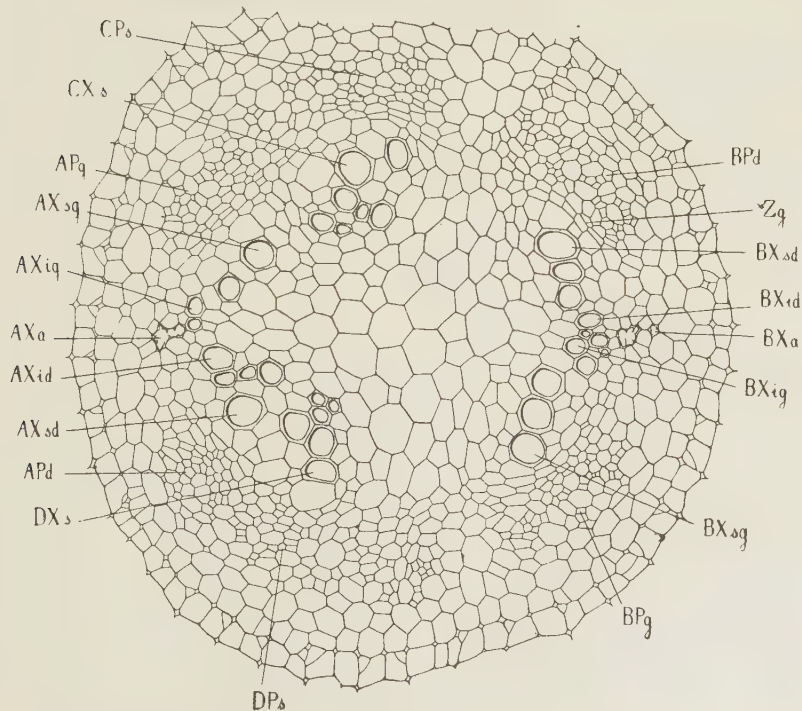


Fig. 100. — *Centrophyllum lanatum*. — Coupe transversale au niveau 3.

Cette dissymétrie s'accroît encore au niveau 2 (fig. 99), où l'on voit un petit groupe vasculaire superposé, situé à l'extrémité de l'aile gauche du convergent A — avec laquelle il était confondu au niveau 1 — s'isoler de cette dernière en se rapprochant du plan intercotylédonaire.

Au niveau 3 (fig. 100), la progression de ce groupe vasculaire centri-

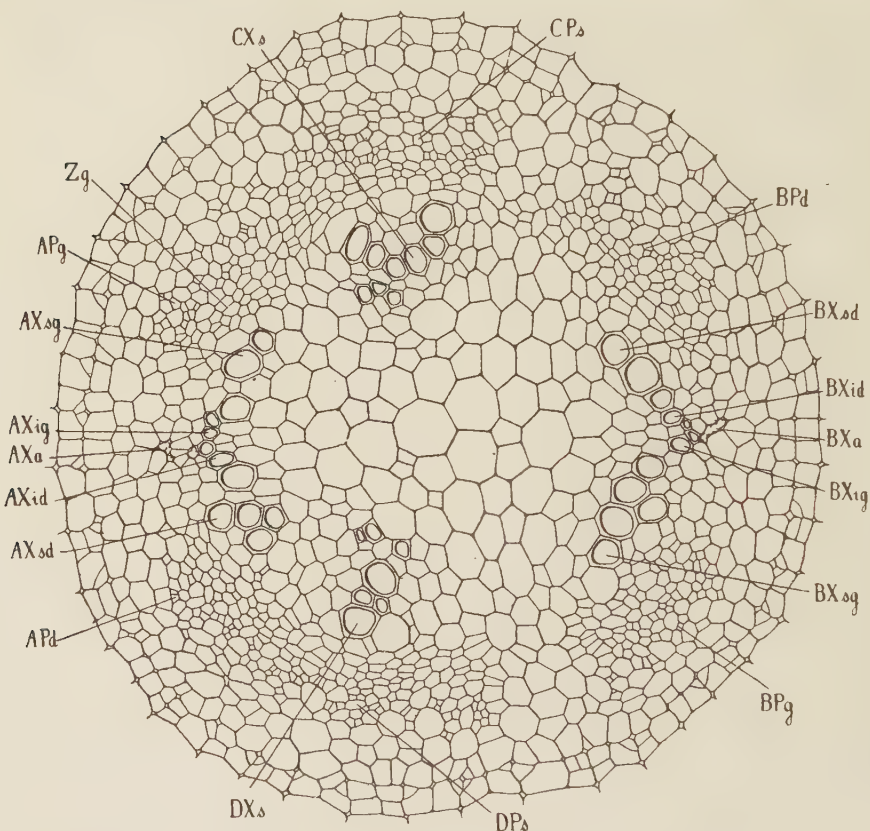


Fig. 101. — *Centrophyllum lanatum*. — Coupe transversale au niveau 4.

fuge (CXs) dans la direction du plan intercotylédonaire s'est encore accusée et l'on observe en face de lui, contre le péricycle, un îlot de phloème (CPs) complètement séparé du fascicule criblé APg situé en face de l'aile gauche du convergent A. De plus, le petit groupement vasculaire centrifuge DXs qui aux niveaux 1 et 2 était confondu avec l'extrémité de l'aile droite du même convergent médian s'est lui-même isolé de cette dernière et tend à gagner le plan intercotylédonaire.

Dans les sections transversales faites au niveau 4 (fig. 101), ces deux

groupes vasculaires centrifuges, placés chacun vis-à-vis d'un fascicule criblé ont à peu près atteint le plan de séparation des cotylédons. Ces deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire s'infléchissent vers l'extérieur au niveau du nœud et se bifurquent selon le processus habituel de manière à constituer plus haut les nervures latérales, tandis que les convergents médians, dont la portion alterne est encore représentée quoique très réduite et plus ou moins résorbée dans la base cotylédonaire, forment les nervures médianes.

En résumé, dans le mode de raccordement unilatéral comme dans le mode de raccordement en diagonale les deux systèmes cribro-vasculaires superposés intercotylédonaire ou « traces latérales » se mettent en rapport avec les deux unités conductrices médianes grâce au développement de deux ailes vasculaires formées d'éléments intermédiaires et superposés ; mais, dans le premier cas ces deux ailes cheminent du même côté du plan intercotylédonaire et se relient inférieurement toutes deux au même convergent médian, tandis que dans le second cas elles sont opposées diamétralement et se relient chacune à un convergent médian différent.

C. — IMPORTANCE DES DEUX MODES DE RACCORDEMENT

L'étude comparée à laquelle je me suis livré sur la série d'espèces mentionnées au début de ce chapitre, en vue de déterminer le mécanisme du raccordement des « traces latérales » et les variations qu'il peut subir, m'a conduit aux conclusions suivantes :

1° La mise en rapport des systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire et des unités conductrices médianes s'effectue, dans les espèces examinées, selon l'un des deux modes décrits : raccordement en diagonale ou raccordement unilatéral.

2° Le mode de raccordement semble ne présenter aucune constance spécifique. Dans les espèces suivantes : *Onopordon Acanthium*, *Centrophyllyum lanatum*, *Calendula officinalis*, le raccordement a lieu selon le premier mode pour certains individus, selon le second mode pour les autres. Chez *Centaurea crocodylium*, *C. sempervirens*, *Dimorphotheca pluvialis*, je n'ai observé dans les plantules examinées que le raccordement en diagonale. Enfin, dans les espèces suivantes : *Silybum marianum*, *Centaurea Centaurium*, *Onopordon illyricum*, *Microlonchus Chusii*, dont je n'ai examiné qu'un petit nombre d'individus, le raccordement était unilatéral. Il est vraisemblable que si l'on étudiait un grand nombre d'individus dans les espèces où je n'ai observé que l'un des mécanismes de mise en rapport, on trouverait des exemples

dans lesquels l'autre mode serait réalisé. En tout cas il résulte de mes observations, au moins en ce qui concerne *Onopordon Acanthium*, *Centrophyllum lanatum* et *Calendula officinalis*, que le raccordement peut s'effectuer indifféremment selon l'un ou l'autre des deux modes décrits. Ceux-ci ne présentent par conséquent aucune constance spécifique et leur importance est secondaire.

3° Le niveau auquel se produit le raccordement est variable avec les espèces considérées, mais il semble relativement constant dans une espèce donnée. La localisation de ce niveau est corrélative des variations de diamètre du cylindre central. D'après mes observations, le raccordement se produit toujours dans la région où l'épaisseur de celui-ci diminue fortement, fait en relation avec la confluence des différents cordons conducteurs. Dans les espèces où cette diminution de diamètre se produit sur une faible distance au-dessous du nœud cotylédonaire, le raccordement a lieu dans la partie supérieure de la tige hypocotylée. Dans d'autres espèces où ce rétrécissement est reporté plus bas, le raccordement se localise dans la région correspondante. Nous avons vu que chez *Crupina vulgaris*, il se produit seulement dans la région basilaire de la racine où le cylindre central subit un amincissement assez rapide.

CHAPITRE VI

Sur le développement des groupes libéro-ligneux correspondant aux premières feuilles épicotylées et leurs relations avec les convergents médians

Dans les espèces chez lesquelles le raccordement des systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire vient d'être décrit, les groupes cribro-vasculaires qui continuent inférieurement, dans l'épicotyle et la tige hypocotylée, les nervures des premières feuilles épicotylédonaire, peuvent se raccorder également vers le bas avec la portion la plus récente des deux unités conductrices médianes. Il me paraît intéressant de montrer comment s'organisent, dans la tigelle, les groupes d'éléments conducteurs (ou *faisceaux intercaulaires*, cf. [63]) qui assurent cette mise en rapport. Je choisirai comme exemple une plante de *Unicus benedictus* L. dans laquelle les groupes libéro-ligneux intercotylédonaire subissaient le raccordement en diagonale.

Cette germination a été fixée à un stade où les groupes conducteurs médians des deux premières feuilles épicotylées et leurs prolongements dans l'épicotyle et la tigelle présentent déjà des vaisseaux nettement différenciés, tandis que les feuilles suivantes sont encore entièrement à l'état méristématique.

Dans une section transversale passant par la base des cotylédons (fig. 102), juste au-dessous du niveau où ceux-ci se libèrent, les deux premières feuilles épicotylées encore rudimentaires, disposées en croix avec le plan médian cotylédonaire, montrent chacune un groupe libéro-ligneux médian où l'on distingue déjà plusieurs vaisseaux faiblement lignifiés, et deux cordons procambiaux situés de chaque côté du plan de symétrie ; dans ces derniers, aucune différenciation vasculaire n'est encore visible. Au sein du massif méristématique enveloppé par ces deux rudiments foliaires, commencent à se dessiner les ébauches procambiales correspondant aux nervures des feuilles de la paire suivante.

Les nervures médianes des cotylédons sont entièrement constituées d'éléments superposés par suite de la destruction des éléments

vasculaires alternes habituellement représentés à ce niveau dans cette espèce à un stade plus primitif. Leurs nervures latérales et marginales apparaissent obliquement dans la coupe et confluent inférieurement dans le plan intercotylédonaire.

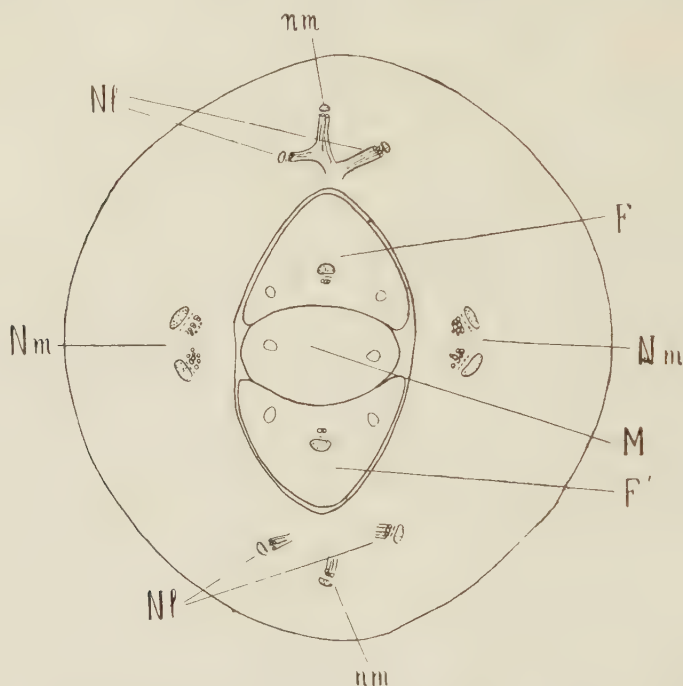


Fig. 102. — *Cnicus benedictus* L. — Base des cotylédons et premières feuilles épicotylées; *Nm* et *Nf*, nervure médiane et nervures latérales cotylédonaires; *nm*, groupes libéro-ligneux se continuant supérieurement dans les nervures marginales cotylédonaires; *F* et *F'*, les deux premières feuilles épicotylées; *M*, massif méristématique terminal.

Au sommet de la tige hypocotylée (fig. 103), les groupes libéro-ligneux médians des premières feuilles épicotylées sont situés dans le plan intercotylédonaire, au voisinage immédiat des « traces latérales » des cotylédons avec lesquelles chacun d'eux constitue un groupement sympodique. Si l'on regarde le centre de la section, on voit que dans l'exemple choisi ils sont situés l'un et l'autre à gauche du système libéro-ligneux intercotylédonaire voisin et par conséquent diamétralement opposés.

En descendant dans la partie supérieure de la tigelle, à une distance encore faible du sommet (fig. 104), chacun des deux groupes libéro-ligneux intercotylédonaires, très légèrement déplacé vers la

droite (toujours en regardant le centre de la section), tend à se rapprocher de l'aile gauche du convergent médian situé du même côté par rapport au plan de séparation des cotylédons. Au même niveau, les deux groupes libéro-ligneux des deux premières feuilles épicotylées, dont le xylème est encore réduit à un seul élément vasculaire, sont encore disposés à peu près exactement dans le plan intercotylédo-

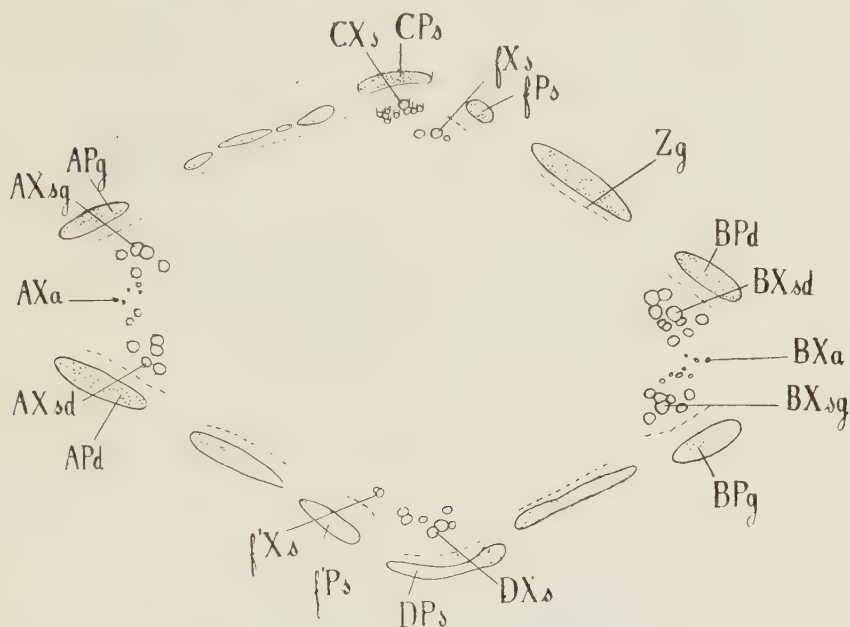


Fig. 103. — *Cnicus benedictus*. — Disposition de l'appareil conducteur au sommet de la tige hypocotylée; *CPs*, *DPs* et *CXs*, *DXs*, groupes criblés et vasculaires superposés intercotylédonaires correspondant aux nervures latérales des cotylédons; *fPs*, *f'Ps* et *fXs*, *f'Xs*, groupes criblés et vasculaires correspondant aux nervures des premières feuilles épicotylées; *Zg*, zone génératrice libéro-ligneuse; *AXa*, *BXa*, vaisseaux alternes en voie de résorption des convergents médians; *AXsd*, *AXsg*, *BXsd*, *BXsg*, ailes vasculaires superposées des convergents médians; *APd*, *APg*, *BPd*, *BPg*, fascicules criblés des convergents médians.

naire. Les deux constituants des groupements sympodiques tendent donc à se disjoindre.

Dans la série des coupes immédiatement inférieures, le cheminement en diagonale des systèmes libéro-ligneux intercotylédonaires vers les deux convergents médians s'accroît. On constate de plus que les deux groupes cribro-vasculaires épicotylés s'éloignent eux-mêmes progressivement du plan de séparation des cotylédons tout en restant diamétralement opposés. Comme ce déplacement se produit vers la gauche en regardant le centre, chacun d'eux se rapproche peu à peu de l'aile

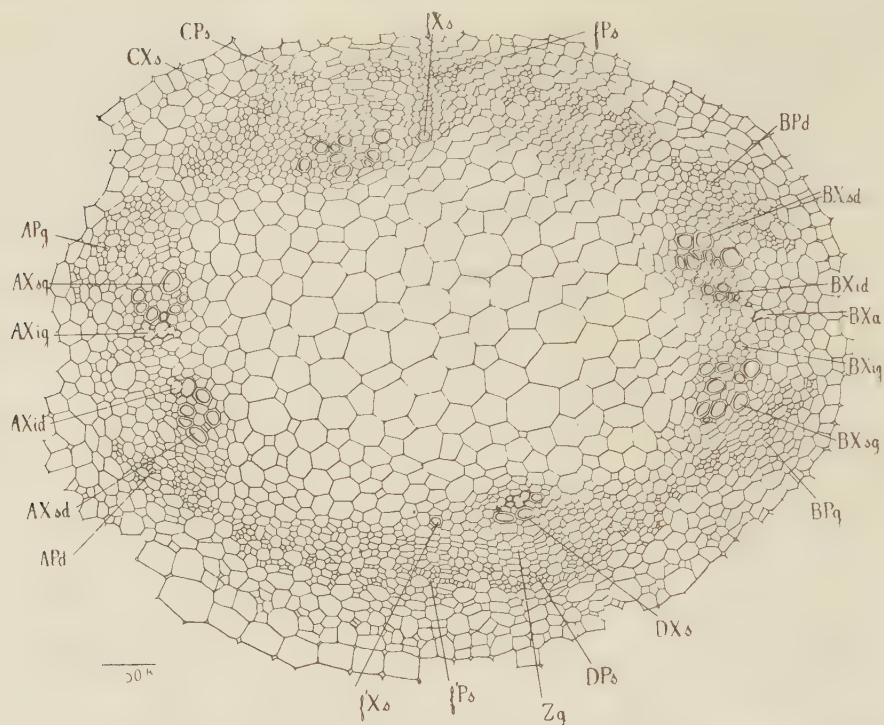


Fig. 104. — *Cnicus benedictus*. — Partie supérieure de la tige hypocotylée (près du sommet) ; même échelle pour les fig. 105, 106 et 107.

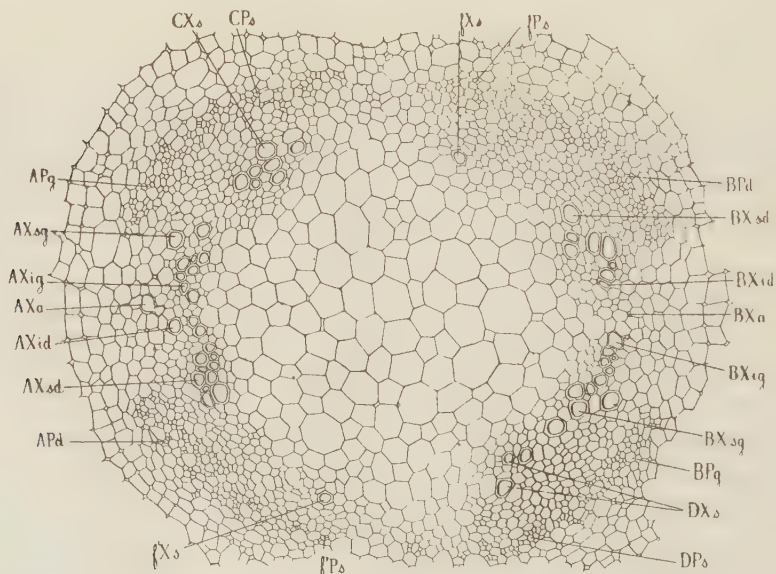


Fig. 105. — *Cnicus benedictus*. — Partie supérieure de la tige hypocotylée (niveau légèrement plus éloigné du sommet que celui de la figure précédente).

droite du convergent médian situé du même côté (fig. 105). Plus bas encore (fig. 106), le raccordement des systèmes libéro-ligneux interco-

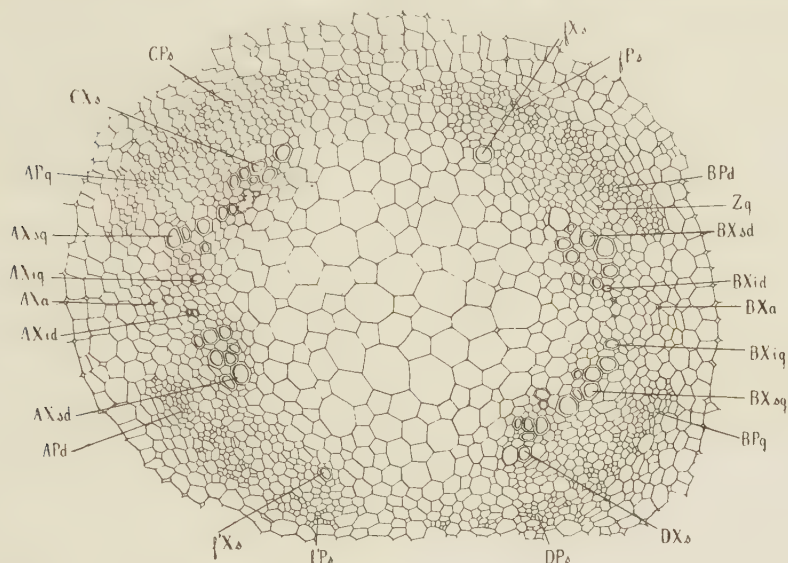


Fig. 106. — *Cnicus benedictus*. — Partie supérieure de la tige hypocotylée (niveau plus éloigné du sommet que celui de la fig. 105).

tylédonaires et des unités conductrices médianes est achevé. Les deux

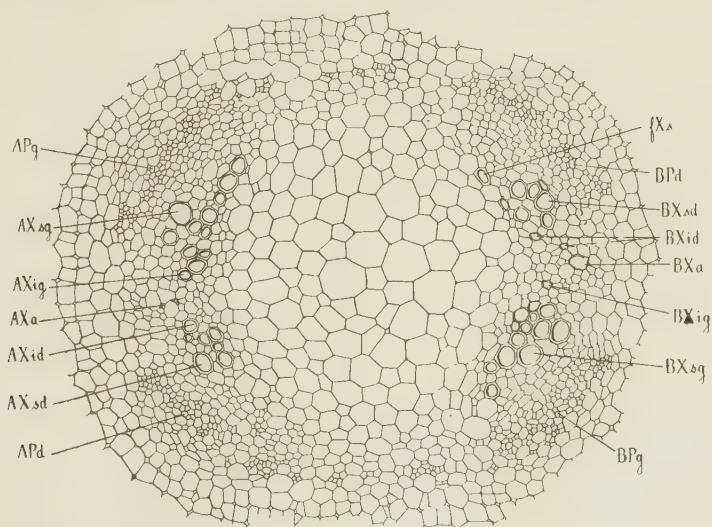


Fig. 107. — *Cnicus benedictus*. — Partie supérieure de la tige hypocotylée (niveau encore plus éloigné du sommet que celui de la fig. 106).

vaisseaux correspondant aux groupes libéro-ligneux des feuilles épico-

tylées sont alors séparés seulement par une dizaine de cellules de conjonctif des ailes droites des convergents médians. A une faible distance au-dessous de ce niveau (fig. 107) ils tendent à se confondre complètement avec elles.

Le raccordement avec les unités conductrices médianes a donc lieu en diagonale dans cet exemple à la fois pour les systèmes cribro-vasculaires intercotylédonaires et pour les groupes libéro-ligneux des premières feuilles épicotylées.

CHAPITRE VII

Sur la suppression des groupes libéro-ligneux intercotylédonaire

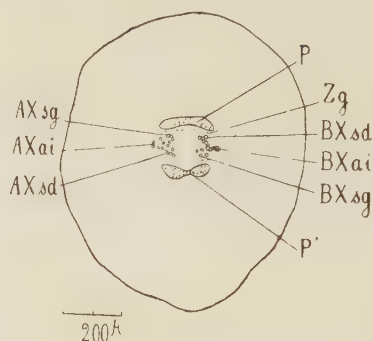
Chez certaines Dicotylédones à radicule diarche, on a observé d'intéressantes variations portant sur les deux systèmes cribro-vasculaires intercotylédonaire qui continuent dans la tigelle les nervures latérales des cotylédons. Ces variations ont été signalées particulièrement dans des plantules de Crucifères. Dans une même espèce, certains individus possèdent deux groupes libéro-ligneux intercotylédonaire ; chez d'autres individus, un seul est représenté ; chez d'autres encore, ils sont tous deux supprimés. Les nervures latérales qui leur correspondent peuvent alors faire défaut dans la région basilaire des cotylédons ; lorsqu'elles existent, elles se raccordent aux nervures médianes au voisinage du nœud au lieu de se continuer suivant le plan intercotylédonaire dans la région supérieure de la tige hypocotylée. Enfin, il peut arriver qu'à un groupe libéro-ligneux intercotylédonaire corresponde plus haut une seule nervure latérale.

Ces faits sont décrits dans les termes suivants par G. CHAUVÉAUD [57] chez *Brassica oleracea* L. : « Il semble exister peu de constance dans la disposition des nervures latérales. Dans un exemplaire, le fascicule moyen (c'est-à-dire le groupe libéro-ligneux intercotylédonaire) d'un côté n'est pas représenté, et les cotylédons sont dépourvus de nervures latérales du côté correspondant, tandis qu'ils en ont une de côté opposé. Un autre exemplaire montre un cotylédon ayant deux nervures latérales, l'autre n'en ayant qu'une seule par suite du non-dédoublement d'un fascicule moyen ».

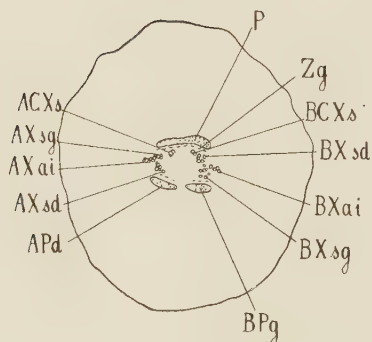
Cette description a été confirmée récemment par BEXON [11] qui a, de plus, observé des faits analogues chez *Sinapis alba* L. « Dans les deux espèces, dit cet auteur, les faisceaux latéraux peuvent se fusionner avec le médian au nœud cotylédonaire ou légèrement au-dessus, ou bien pénétrer dans la tigelle comme faisceaux indépendants. Dans la tigelle, les deux faisceaux principaux, situés dans le plan médian, subissent la « rotation » et constituent les deux pôles de la stèle diarche



108

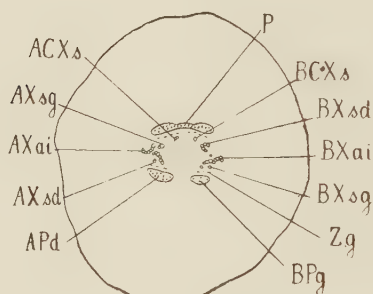


109

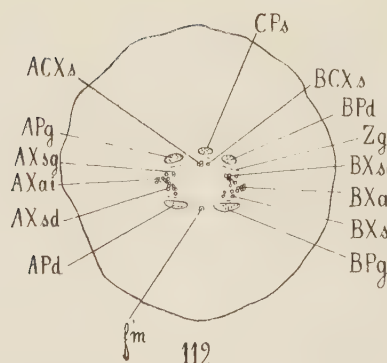


110

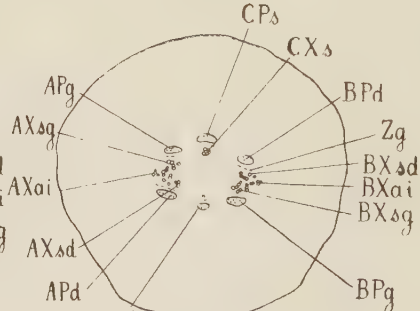
200 μ



111



112



113

Fig. 108 à 113. — *Raphanus sativus* L. — Coupes transversales aux niveaux 1 (fig. 109), 2 (fig. 110), 3 (fig. 111), 4 (fig. 112) et 5 (fig. 113) de la plantule de la fig. 108; P, P', groupes criblés; AXai et BXai, xylème alterne et intermédiaire des convergents médians A et B; AXsg, BXsg, BXsd et BXsg, xylèmes superposés droits et gauches des convergents A et B; APd, APg, BPd et BPg, fascicules criblés droits et gauches des convergents A et B; CPs, groupe criblé intercotylédonaire; f'm, trace médiane de l'une des premières feuilles épicotylées; ACXs et BCXs (fig. 110), groupes vasculaires superposés se continuant supérieurement (fig. 113) par un groupe vasculaire superposé intercotylédonaire CXs qui représente avec le groupe criblé CPs un convergent intercotylédonaire (C) à développement très accéléré; Zg, zone génératrice.

de la racine, à la formation desquels les faisceaux latéraux ne prennent aucune part ».

Ce texte apporte quelques précisions utiles sur le comportement des groupes libéro-ligneux intercotylédonaire, mais il est regrettable que son auteur fasse encore appel à la théorie erronée et désuète de la rotation.

Raphanus sativus L. — Le but poursuivi dans la présente étude justifierait un examen détaillé de ces variations de la disposition des traces latérales cotylédonaire. Elles permettent en effet d'établir une transition naturelle entre le type d'organisation très répandu décrit plus haut chez le *Dimorphotheca pluvialis* et celui qui sera étudié plus loin chez une espèce de Dicotylédone présentant une constitution plus simple. Pour montrer cette transition, je me bornerai à décrire une germination de *Raphanus sativus* L. (Radis rond écarlate hâtif) bien caractéristique à cet égard.

Une description générale de la plantule du Radis cultivé a été donnée par G. CHAUVEAUD [44] qui a montré pour la première fois, dans cette espèce, la succession des diverses phases du développement de l'appareil conducteur : la tige hypocotylée et la racine présentent simplement deux convergents médians faiblement accélérés ; la disposition alterne se maintient jusque dans la partie inférieure des cotylédons.

La plantule que je vais décrire présente une complication plus grande par suite de la présence d'un groupe libéro-ligneux intercotylédonaire dans la partie supérieure de la tigelle. Elle a été fixée au moment où débute la différenciation des groupes conducteurs médians des deux premières feuilles épicotylées.

Les cotylédons, nettement pétiolés (fig. 108), sont de taille un peu inégale. Leur limbe, large, relativement court, présente une échancrure médiane divisant en deux lobes sa partie supérieure. L'inégalité de taille peut s'expliquer, comme l'a montré LUBBOCK [45], par la disposition des cotylédons dans la graine où ils sont longitudinalement pliés l'un dans l'autre : celui qui est à l'extérieur ayant plus d'espace devient plus grand et son pétiole s'allonge davantage. La tigelle, assez grêle dans la partie supérieure, s'élargit légèrement vers le bas. Nous examinerons successivement de bas en haut les huit niveaux indiqués sur la figure 108 : ils correspondent à la région supérieure de la tigelle et à la base cotylédonaire.

Au niveau 1 (fig. 109), c'est-à-dire vers le quart supérieur de la tige hypocotylée, les deux convergents médians A et B sont entièrement

unis par leur phloème qui forme deux larges bandes P et P'. Chacun des deux groupes xylémiques est formé de vaisseaux alternes et intermédiaires encore bien distincts (ANai, BNai) et de vaisseaux superposés déjà nombreux ; ces derniers sont disposés de part et d'autre du plan médian en deux ailes sensiblement égales (ANsd, ANsg, BNsd, BNsg) et séparées des arcs criblés par des cellules de conjonctif montrant de nombreuses cloisons secondaires (Zg).

Un peu plus haut (niveau 2, fig. 110) l'arc de phloème P' est continué par deux fascicules criblés APd et BPg, complètement séparés dans le plan intercotylédonaire et appartenant l'un au convergent A, l'autre au convergent B. A l'extrémité de l'aile vasculaire gauche du convergent A, s'est isolé un petit groupe de vaisseaux superposés que j'appellerai en raison de ses connexions supérieures ACNs. Un autre fascicule semblable (BCNs) commence à se séparer de l'aile droite du convergent B.

Au niveau 3 (fig. 111), la structure est sensiblement la même, mais les fascicules vasculaires superposés ACNs et BCNs se montrent un peu plus rapprochés l'un de l'autre et du plan intercotylédonaire.

Au niveau 4 (fig. 112), on voit apparaître au milieu du conjonctif qui sépare les fascicules criblés APd et BPg, dans le plan intercotylédonaire, un petit groupe de phloème en voie de différenciation (f'm). L'arc de phloème P se montre continué par trois fascicules dont deux (APg et BPd) sont placés à proximité des xylèmes médians et appartiennent aux convergents A et B, tandis que l'autre (CPs) est situé dans le plan intercotylédonaire. Les deux petits groupes vasculaires ACNs et BCNs, très rapprochés à ce niveau, se trouvent superposés au fascicule criblé CPs et séparés de ce dernier par des cellules de conjonctif présentant des cloisons secondaires.

Au niveau 5 (fig. 113), ces deux fascicules vasculaires (ACNs et BCNs) sont complètement confondus en un seul groupe CNs et constituent avec le phloème CPs un système libéro-ligneux intercotylédonaire. En dedans du fascicule criblé diamétralement opposé apparaît un vaisseau encore très faiblement différencié : le groupe cribro-vasculaire ainsi constitué (f'm) représente comme le montrent les coupes suivantes la trace médiane de l'une des premières feuilles épicotylées.

Au niveau 6 (fig. 114), l'arc de phloème CPs, beaucoup plus étalé tangentiellement présente en son milieu un rétrécissement qui le divise presque complètement en deux fascicules (CPd et CPg) ; le groupe vasculaire correspondant (CNs) est représenté également par deux fascicules (CNsd, CNsg) situés respectivement à droite et à gauche

du plan intercotylédonaire. Le groupe libéro-ligneux *f'm* n'a subi aucune modification et les deux xylèmes médians présentent sensiblement la même structure qu'au niveau 1.

Tout à fait au sommet de la tige hypocotylée (niveau 7, fig. 115), les groupes vasculaires correspondant aux deux convergents médians présentent chacun un développement nettement asymétrique : dans le convergent A, l'aile xylémique superposée droite est plus développée que l'aile gauche ; dans le convergent B l'aile gauche est plus longue que la droite.

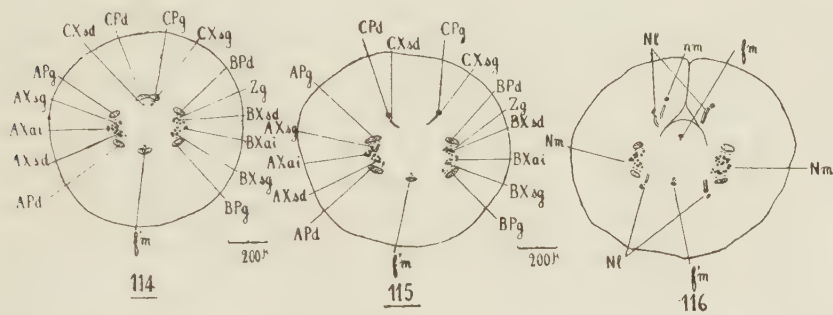


Fig. 114, 115 et 116. — *Raphanus sativus*. — Coupes transversales faites aux niveaux 6 (fig. 114), 7 (fig. 115) et 8 (fig. 116) de la fig. 108 : *CPd* et *CPg*, *CXsd* et *CXsg*, fascicules criblés et vasculaires superposés continuant supérieurement dans les cotylédons le groupe criblé CPs et le groupe vasculaire CXs ; *Nm*, *Nl* et *nm*, nervures médiane, latérales et marginale des cotylédons ; *f'm* et *f'm*, groupes libéro-ligneux médians des premières feuilles épicotylées.

Les fascicules criblés *CPd* et *CPg*, complètement séparés, forment avec les fascicules vasculaires correspondant *CXsd* et *CXsg* deux groupes libéro-ligneux qui s'infléchissent respectivement à droite et à gauche du plan intercotylédonaire et se redressent dans les cotylédons où chacun d'eux constitue une nervure latérale.

A la base cotylédonaire (niveau 8, fig. 116), on voit se dégager de l'une de ces nervures latérales une petite nervure marginale. A l'extrémité de l'aile droite du convergent A, se détache un petit fascicule cribro-vasculaire qui, prenant une direction oblique, s'écarte rapidement du plan médian. Un autre fascicule semblable se sépare de l'aile gauche du convergent B et s'éloigne obliquement du plan de symétrie. Ces deux petits groupes cribro-vasculaires disposés symétriquement par rapport au plan intercotylédonaire constituent plus haut dans les cotylédons les deux nervures latérales du même côté. Enfin, l'épicotyle présente, dans le plan intercotylédonaire, deux systèmes libéro-ligneux en voie de différenciation dont l'un (*f'm*) n'est visible qu'à partir de ce

niveau, tandis que l'autre l'en fait suite au groupe portant la même notation dans les coupes précédentes. Tous deux correspondent à la nervure médiane des premières feuilles épicotylées.

En résumé, cette plantule présente deux convergents médians et, à partir d'un certain niveau dans la partie supérieure de la tigelle, un système cribro-vasculaire intercotylédonaire. Ce dernier, qui n'existe que sur une faible longueur, se continue supérieurement par deux nervures latérales allant chacune dans un cotylédon différent ; inférieurement il se continue par deux fascicules cribro-vasculaires qui s'écartent symétriquement à droite et à gauche du plan intercotylédonaire et se raccordent aux ailes correspondantes des convergents médians. Les deux autres nervures latérales se montrent isolées dans la région inférieure des cotylédons mais à la base de ceux-ci les fascicules qui leur correspondent se confondent avec les convergents médians.

Dans les autres germinations de Radis que j'ai examinées, les deux nervures latérales de chaque cotylédon se montrent fusionnées avec les convergents médians à la base cotylédonaire.

Par le mode d'organisation de son appareil conducteur, l'individu décrit peut donc être considéré comme une forme intermédiaire entre les plantules à structure diarche munies de deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaires (type *Crupina vulgaris*, *Centaurea crocodylium*, etc.) et les plantules à structure également diarche où ces deux systèmes font défaut.

Centranthus ruber DC. — On sait que chez de nombreuses plantules de Dicotylédones à structure diarche il n'existe pas dans la tigelle de systèmes cribro-vasculaires superposés correspondant aux nervures latérales cotylédonaires, et celles-ci sont elles-mêmes absentes à la base des cotylédons. Avant le développement des feuilles épicotylées, l'appareil conducteur est réduit, dans toute la partie hypocotylée de la plantule, aux deux unités conductrices médianes.

Cette disposition est réalisée en particulier chez le *Centranthus ruber* qui sera le type final de cette série de descriptions. Je choisis de préférence cette espèce parce qu'elle m'a fourni de nombreuses anomalies dont plusieurs (notamment un cas intéressant de *monocotylie*) seront étudiées à la fin de ce travail.

Je me bornerai à rappeler brièvement la constitution de la plantule normale. Elle a déjà été décrite en effet par GÉRARD [99], et plus récemment par BEXON [10] au début d'un mémoire sur quelques individus polycotyles de la même espèce. Une nouvelle description n'est d'ailleurs pas superflue, celles de GÉRARD et de BEXON étant malheu-

reusement faussées par la croyance de leurs auteurs au dédoublement et à la rotation des groupes vasculaires.

La tige hypocotylée et la racine sont très grêles ; les cotylédons, entiers, arrondis au sommet, atténués inférieurement en pétiole, sont habituellement séparés jusqu'à la base, mais présentent parfois, comme le remarque BEXON, une légère tendance à la formation d'un tube cotylédonaire.

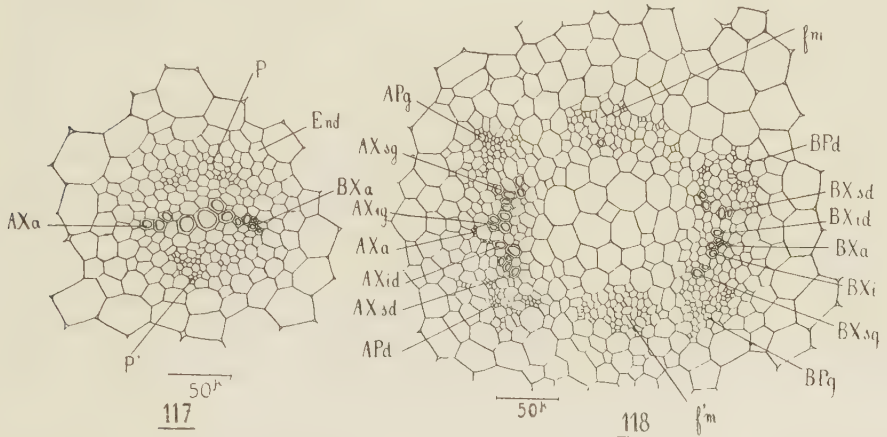


Fig. 117 et 118. — *Centranthus ruber* DC. — Fig. 117: base de la tige; *P*, *P'*, groupes criblés; *AXa* et *BXa*, groupes vasculaires alternes des deux convergents; *End*, endoderme. — Fig. 118: coupe transversale au sommet de la tige; *APd*, *APg*, *BPd*, *BPg*, fascicules criblés droits et gauches des deux convergents; *AXsd*, *AXsg* et *BXsd*, *BXsg*, leurs xylèmes superposés droits et gauches; *fm* et *f'm*, systèmes conducteurs médians des deux premières feuilles épicotylées.

A la base de la tige (fig. 117), le cylindre central, très étroit, montre deux groupes criblés (*P*, *P'*) alternant avec deux groupes vasculaires médians (*AXa* et *BXa*) unis par leurs éléments centripètes les plus récents en une bande diamétrale. La structure est la même dans la racine.

Vers le sommet de la tige (fig. 118), les deux groupes de phloème sont continués chacun par deux fascicules criblés qui s'écartent à droite et à gauche de la direction primitive de manière à demeurer, malgré un élargissement considérable du cylindre central, au voisinage des groupes vasculaires médians. Ceux-ci présentent dans la même région plusieurs vaisseaux alternes à l'état de vestiges (*AXa*, *BXa*) et de nombreux vaisseaux intermédiaires et superposés. Dans le plan intercotylédonaire se sont différenciés au stade considéré deux fascicules criblés opposés diamétralement (*fm*, *f'm*) qui prennent part à la constitution des traces médianes des deux premières feuilles épi-

cotylées. En dedans de l'un de ces derniers apparaît déjà un vaisseau superposé.

Chez l'individu décrit, les cotylédons sont très brièvement soudés par leur base et sur un côté seulement. Au niveau où ils se séparent, la structure des deux convergents est presque la même qu'au sommet de la tigelle. Ils présentent encore plusieurs vaisseaux alternes à l'état de vestige (fig. 119) mais les vaisseaux superposés sont plus nombreux.

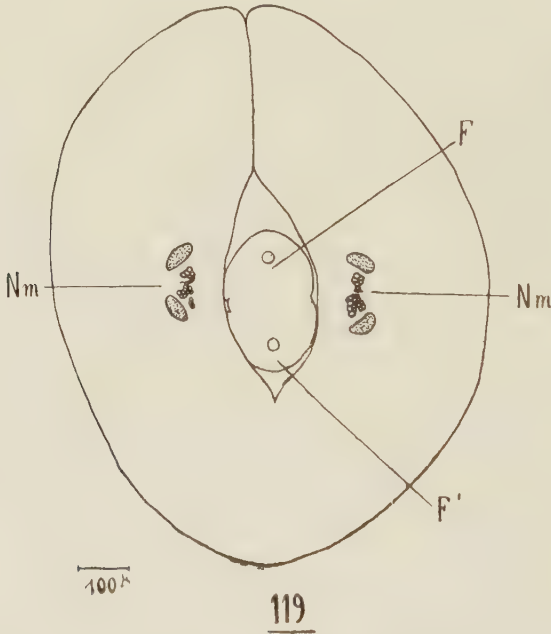


Fig. 119. — *Centranthus ruber*. — Base cotylédonaire ; Nm, Nm. nervures médianes des deux cotylédons ; F, F'. ébauches méristématiques des deux premières feuilles épicotylées.

Au même niveau, il n'existe pas de nervures latérales cotylédonaires. Les groupes conducteurs médians des premières feuilles épicotylées sont encore à l'état de cordon procambial.

A une faible distance au-dessus de la base des cotylédons, les deux convergents prennent la disposition superposée suivant le processus décrit pour les espèces étudiées plus haut. De chacun d'eux se dégagent successivement à droite et à gauche, à différentes hauteurs (voir fig. 120), des fascicules libéro-ligneux qui constituent autant de nervures secondaires. Deux d'entre elles s'isolent à une faible distance

du nœud cotylédonaire et représentent les nervures latérales existant dès la base des cotylédons dans les exemples décrits au cours des chapitres précédents. Il faut remarquer que toutes ces nervures secondaires, y compris les plus inférieures, constituent des formations ontogénétiquement plus évoluées que les systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire décrits dans la tigelle chez *Dimorphotheca pluvialis* et autres espèces construites sur le même type. Les nervures cotylédonaire se différencient en effet aux dépens de cordons procambiaux dans lesquels les cloisonnements nettement orientés caractéristiques de la zone génératrice libéro-ligneuse secondaire apparaissent à un stade généralement plus précoce que dans le cylindre central de la tigelle et de la racicule, ce qui est un caractère plus évolué.

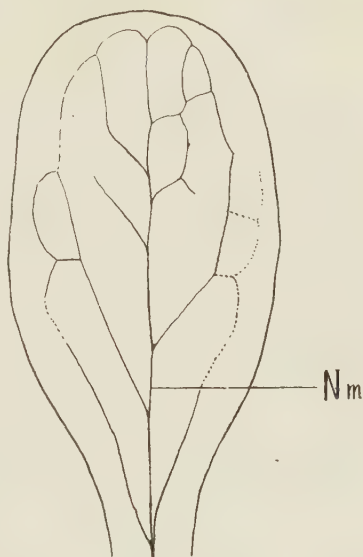


Fig. 120. — *Centranthus ruber*. — Nervation de l'un des cotylédons.

En résumé, les deux espèces étudiées dans ce chapitre présentent, comparées à celles qui ont été décrites plus haut, une réduction marquée de l'appareil conducteur correspondant aux cotylédons : cette réduction porte sur les nervures latérales et les systèmes conducteurs qui leur correspondent dans la tigelle ; ces derniers sont très souvent supprimés chez le *Raphanus sativus* et paraissent faire constamment défaut chez le *Centranthus ruber*.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

Des faits exposés dans les chapitres précédents, on peut dégager les conclusions suivantes :

1° Du point de vue de la morphologie *statique*, il n'y a pas de séparation absolue entre les deux modes d'organisation qui paraissent les plus répandus dans les plantules de Dicotylédones : le type cruciforme tétrarche et le type diarche. On peut observer toutes les formes de passage de l'un à l'autre non seulement dans une série d'espèces différentes (*Impatiens Balsamina* — *Echinops Ritro* — *Ambrosia tenuifolia* — *Crupina vulgaris* — *Dimorphotheca pluvialis* — *Raphanus sativus* — *Centranthus ruber*), mais quelquefois aussi dans une série d'individus appartenant à la même espèce (par exemple *Echinops Ritro* et *Ambrosia tenuifolia*). Des formes intermédiaires entre les deux modes cruciformes tétrarche et diarche ont été signalées par divers auteurs, mais la série complète des modifications par lesquelles on passe graduellement de l'un à l'autre n'avait pas été décrite.

2° Du point de vue du *développement* vasculaire, les structures cruciformes tétrarche et diarche que j'ai décrites (1), peuvent être rapportées à un type commun d'organisation dont l'évolution diffère avec les espèces. Ce type fondamental présente deux convergents médians et deux convergents intercotylédonaire et le développement de ces quatre unités conductrices est *plus ou moins inégalement accéléré*.

A. — Lorsque cette accélération est faible dans la tigelle pour les quatre convergents, ceux-ci présentent chacun une portion vasculaire alterne primitive bien développée et la structure réalisée correspond au type cruciforme tétrarche.

B. — Lorsque le développement des convergents intercotylédonaire est très accéléré par rapport à celui des convergents médians, ces derniers sont seuls pourvus de xylème alterne primitif et la structure qui en résulte dans la tigelle et la racine correspond au type diarche.

(1) Le cas particulier de « tétrarchie » (beaucoup moins répandu, semble-t-il) dans lequel des xylèmes intercotylédonaire sont en relation, non avec les nervures latérales cotylédonaire, mais avec les groupes vasculaires médians des premières feuilles épicotylées, est provisoirement réservé.

On peut, en se basant encore sur l'ontogénèse de l'appareil conducteur, distinguer dans ce type diarche deux variétés principales reliées par des formes intermédiaires. Dans la première, les deux convergents intercotylédonaire sont représentés dans la tige hypocotylée (*Dimorphotheca pluvialis*, et parfois aussi dans la région basilaire de la racine (*Crupina vulgaris*) par deux systèmes conducteurs dont le développement débute à tous les niveaux par la phase superposée ; ils se continuent supérieurement dans les nervures latérales cotylédonaire et se raccordent inférieurement à un niveau variable et selon un mode inconstant (voir plus haut, Chapitre V, p. 88, *Crupina vulgaris*, *Gentaurea crocodylium*, *Centrophyllum lanatum*), aux portions récentes des deux convergents médians ou d'un seul de ces derniers. Dans la seconde variété de diarchie, ces deux systèmes libéro-ligneux sont complètement supprimés dans la racine et la tige hypocotylée et les deux convergents intercotylédonaire sont représentés uniquement par les fascicules cribro-vasculaires latéraux qui leur correspondent dans chaque cotylédon. Ces fascicules libéro-ligneux latéraux représentent la portion la plus évoluée des convergents intercotylédonaire : à l'intérieur des cotylédons, en effet, les cordons procambiaux originels des nervures présentent de très bonne heure des cloisonnements secondaires alors que ceux-ci sont généralement moins précoces dans la tigelle et la radicule.

Il résulte de ces faits que les plantules du type cruciforme tétrarche sont ontogénétiquement moins évoluées que les plantules à structure diarche. Parmi ces dernières, celles qui sont munies dans la tigelle de deux systèmes libéro-ligneux correspondant aux nervures latérales des cotylédons ont une structure ontogénétiquement plus primitive que celles où ces mêmes systèmes font défaut.

3° Du point de vue physiologique, il est impossible d'établir une corrélation rigoureuse entre la taille de la plantule ou seulement le calibre de la partie hypocotylée et le mode d'organisation de l'appareil conducteur. C'est ainsi que des espèces à tigelle grêle, comme *Ambrosia tenuifolia*, présentent une structure tétrarche tandis que d'autres espèces à tige hypocotylée beaucoup plus large, telles que *Crupina vulgaris*, offrent une organisation diarche. Les considérations physiologiques invoquées par COMPTON [71], HILL et DE FRAINE [118] peuvent paraître justifiées dans un grand nombre de cas, mais sont souvent en défaut et la corrélation admise par ces auteurs entre la taille de la plantule et le type d'organisation vasculaire ne saurait fournir une explication satisfaisante des différences observées dans la disposition de l'appareil conducteur.

1° Du point de vue phylogénétique, il paraît pleinement légitime de supposer que la structure cruciforme tétrarche est antérieure à la structure diarche qui en serait dérivée par réduction progressive du xylème alterne intercotylédonaire (1). Aucun des faits que j'ai observés ne paraît autoriser l'hypothèse de la dérivation inverse. Cette dernière impliquerait en effet une contradiction entre la phylogénèse et l'ontogénèse : la réduction plus ou moins grande et la suppression complète du xylème alterne primitif des convergents intercotylédonaires indiquent une accélération plus grande dans le développement de l'appareil conducteur et caractérisent par conséquent un état d'évolution plus avancé.

Cette conclusion, toutefois, n'implique nullement que le type cruciforme tétrarche représente la structure originelle de la plantule des Dicotylédones : il dérive peut-être lui-même de types plus compliqués, c'est-à-dire comportant un nombre plus élevé d'unités conductrices dont certaines auraient pu disparaître plus ou moins complètement par un processus d'accélération analogue à celui qui permet le passage de la tétrarchie à la diarchie (2).

Il y a lieu d'ajouter enfin que si l'hypothèse de la dérivation du type diarche à partir du type cruciforme tétrarche paraît pleinement justifiée pour des espèces telles que celles qui ont été étudiées dans les chapitres précédents elle n'est peut-être pas applicable indistinctement à tous les cas de diarchie observés chez les Dicotylédones.

(1) Cette hypothèse n'est pas contredite par les systèmes phylogéniques les plus suivis. Les Apétales, placés à la base des Dicotylédones par ENGLER [94], les Magnoliales et Ranales, considérés comme les groupes de Dicotylédones les plus primitifs par HUTCHINSON [127], renferment à la fois des espèces construites sur le type diarche et d'autres possédant dans la partie hypocotylée un nombre de convergents supérieur à deux.

(2) La paléobotanique ne fournit pas d'indication sur l'organisation libéro-ligneuse primitive de la plantule des Dicotylédones. On possède en revanche quelques renseignements sur la structure de l'embryon de certaines Gymnospermes dicotylées fossiles, en particulier *Bennettites Morierei* Sap. et Mar. étudié par LIGNIER [141, 143], et surtout *Bennettites gibsonianus* Carr. décrit par SOLMS-LAUBACH [169]. Dans les graines bien conservées de ces deux espèces, la coupe transversale de chaque cotylédon montre l'indication vague de six ou sept traces méristématiques de faisceaux libéro-ligneux. L'organisation de l'appareil conducteur dans les cotylédons de ces plantules dicotylées primitives offrait donc une complexité assez grande, et l'on peut supposer sans invraisemblance que la partie hypocotylée présentait un nombre de convergents supérieur à deux.

DEUXIÈME PARTIE

LA RÉDUCTION NUMÉRIQUE DES CONVERGENTS, SON MÉCANISME, BIPOLARITÉ POSSIBLE DE L'ACCELERATION VASCULAIRE

Introduction

Dans les plantules où il est supérieur à deux, le nombre des convergents subit souvent une réduction à des niveaux variables de la tige hypocotylée ou de la racine.

Ce fait est fréquent dans les plantules polycotylées que certaines espèces de Dicotylédones fournissent assez souvent à titre d'anomalies. On peut en trouver des exemples dans les descriptions anatomiques de germinations anormales données notamment par T. G. HILL [114], R. COMPTON [73], HOLDEN [120, 121, 122], BEXON [10, 11, 12] et moi-même [181, 186].

On sait depuis longtemps qu'une semblable diminution dans le nombre des groupes vasculaires et criblés alternes peut se produire aussi dans des plantules normales. On en a vu plus haut de nouveaux exemples chez *Echinops Ritro* et *Ambrosia tenuifolia*. De nombreux auteurs d'ailleurs, en particulier CLOS [70], VAN TIEGHEM [176], GÉRARD [99], LIGNIER [140], SARGANT [163], THOMAS [173, 174], HILL et DE FRAINE [115, 117, 118], COMPTON [71], LEE [138], DAVEY [90], etc., ont signalé des espèces de Phanérogames dans la plantule desquelles on peut observer normalement, soit en descendant, soit en montant le long de la partie hypocotylée, une diminution du nombre des « protoxylèmes alternes » et des groupes criblés.

Des cas analogues de diminution dans le nombre des « faisceaux » vasculaires et criblés ont été également indiqués dans des racines de plantes âgées, aussi bien chez les Monocotylédones que chez les Dicotylédones, notamment par TRÉCUL [180], VAN TIEGHEM [176], etc. NOBÉCOURT [157], décrivant les tubercules polystéliques des Ophrydées,

montre que la réduction des faisceaux vasculaires peut y être poussée si loin qu'on trouve parfois des stèles ne possédant à certains niveaux qu'un seul vaisseau de bois.

GÉRARD, dans un travail déjà ancien [99], a décrit en détail le passage du type binaire au type quaternaire dans la plantule du *Mirabilis Jalapa* L., dont la racine, fortement conique, est renflée à la base.

« Au-dessous du renflement, dit cet auteur [99, p. 384-385], nous trouvons une racine normale présentant le type binaire. Les faisceaux vasculaires unisériés se réunissent au centre. Dès la base du renflement, cette disposition s'altère et l'on passe du type 2 au type 4. Pour cela le nombre des éléments vasculaires s'accroît considérablement au centre. Les vaisseaux de nouvelle origine forment d'abord une masse centrale, ils se disposent ensuite perpendiculairement à la lame vasculaire et, par un accroissement continu, finissent par atteindre la face interne des faisceaux libériens ; ceux-ci se coupant pour leur faire place, ils parviennent jusqu'à la couche rhizogène. Les éléments vasculaires de nouvelle formation étant de plus en plus étroits au fur et à mesure qu'ils se rapprochent de la couche rhizogène, ce sont de véritables faisceaux vasculaires radicaux qui prennent naissance ».

C'est probablement par un lapsus que l'auteur désigne comme des éléments de « nouvelle formation » les vaisseaux de plus en plus étroits qui finissent par atteindre la couche rhizogène. Il est évident au contraire, d'après les figures demi-schématiques qui accompagnent la description (Pl. 18, fig. 57, 58, 59), qu'il s'agit là de vaisseaux centripètes primitifs appartenant à la phase alterne du développement au même titre que ceux qui constituent la plaque vasculaire diamétrale au niveau où la structure binaire est réalisée. Par contre, les vaisseaux latéraux de la masse arrondie développée au milieu de la plaque diamétrale dans la région de transition entre la structure binaire et la structure quaternaire sont certainement postérieurs à la phase alterne et correspondent au début de la phase superposée.

Les cas de diminution du nombre des convergents que j'ai moi-même étudiés peuvent être rapportés à deux modes qui sont parfois combinés dans la même plantule.

Ces deux modes semblent correspondre aux deux types de réduction signalés dès 1858 par NÄGELI [156] à propos des racines de *Monocotylédones*.

« Les faisceaux vasculaires primitifs et les faisceaux de cambiforme, dit cet auteur, n'alternent pas toujours très régulièrement. Comme leur nombre change avec la hauteur, on observe aussi des transitions corres-

pendantes sur les coupes transversales. Elles consistent en ce que, ou bien un faisceau vasculaire s'évanouit, et les faisceaux voisins de cambiforme se réunissent ensemble ; ou bien un faisceau de cambiforme disparaît, et les deux groupes vasculaires voisins se fondent en un seul. La division de l'une ou l'autre espèce de faisceaux se produit de la même manière que leur réunion ».

Récemment, HOLDEN et BEXON [120], au début d'un important travail sur les plantules anormales; ont reconnu dans le *Cheiranthus Cheiri* deux types de réduction du nombre des faisceaux vasculaires qui correspondent exactement aux deux cas distingués par NÄGELI.

Mais ces auteurs n'ont pas précisé suffisamment les modifications que peut subir le développement de l'appareil conducteur au niveau où la réduction a lieu. Or, j'estime que l'analyse de ces modifications permet d'établir une différence importante entre les deux modes indiqués ; j'ai montré d'autre part que l'on peut tirer de cette étude une interprétation satisfaisante de certaines particularités de la structure des plantules mal expliquées jusqu'ici [186].

CHAPITRE I

Réduction par suppression du xylème alterne et accélération évolutive marquée du convergent

Le premier mode de réduction est normalement réalisé dans l'*Echinops Ritro* L. Comme on l'a vu plus haut, les plantules de cette espèce présentent le plus souvent, dans la partie supérieure de la

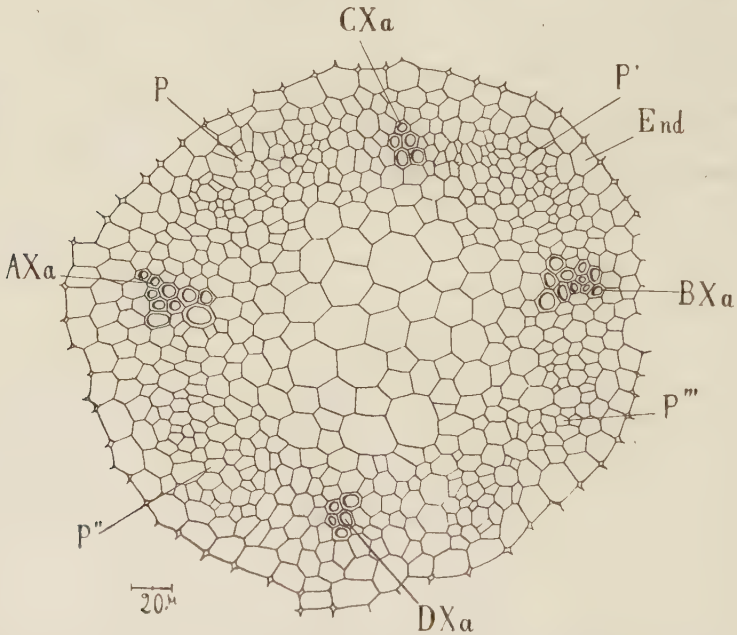


Fig. 121. — *Echinops Ritro* L. — Coupe transversale dans la région moyenne de la tige; *AXa*, *BXa*, *CXa*, *DXa*, groupes vasculaires alternés et centripètes des convergents A, B, C, D; *P*, *P'*, *P''*, *P'''*, groupes criblés; *End*, endoderme.

tigelle, quatre convergents : deux sont placés dans le plan de symétrie des cotylédons, dont ils forment plus haut les nervures médianes ; les deux autres sont situés dans le plan intercotylédonaire et se continuent au niveau du nœud où s'insèrent les cotylédons dans les nervures latérales de ces derniers. Dans la région moyenne de la tige hypocotylée, au stade où a été fixée la plantule décrite ici, le développement de ces quatre convergents est parvenu à la fin de la phase alterne (fig. 121). Les premiers vaisseaux correspondant au stade inter-

médiaire commencent seulement à apparaître dans les deux convergents médians tandis que le xylème des deux convergents intercotylédonaire (CXa et DXa, fig. 121) est encore exclusivement constitué de vaisseaux alternes.

Dans la partie basilaire de la tige ou de la racine, les deux convergents intercotylédonaire s'éteignent, tandis que les deux convergents médians s'étendent d'un bout à l'autre de la plantule.

Dans la région où se produit cette réduction du type cruciforme tétrarche au type diarche, on constate, en considérant des plans trans-

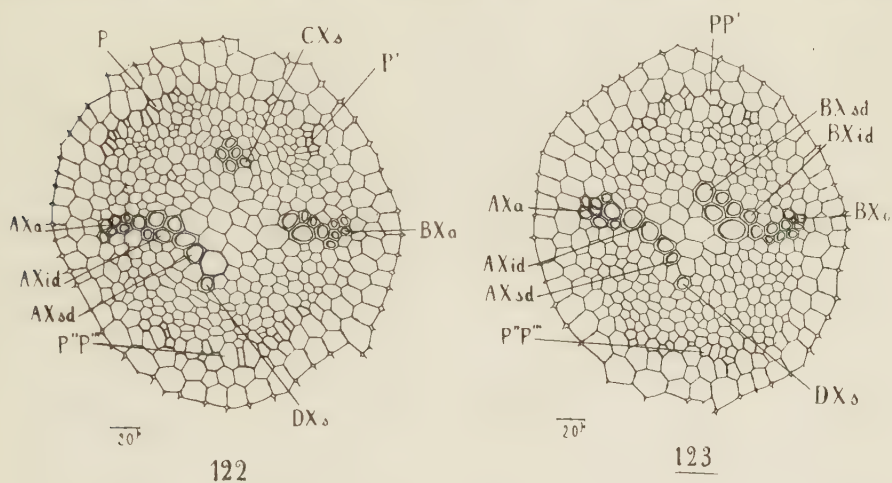


Fig. 122 et 123. — *Echinops Ritro*. — Coupes transversales de la racine, à la base (fig. 122) et à une faible distance de celle-ci (fig. 123) ; AXid, BXid, xylème intermédiaire ; AXsd, BXsd, CXs, DXs, xylème superposé ; PP' et P'' P''', arcs de phloème continuant inférieurement les groupes criblés, P, P' et P'', P'''.

versaux situés de plus en plus bas le long de l'axe, que le xylème alterne des deux convergents intercotylédonaire (CXa et DXa) est progressivement supprimé par non différenciation. Cette suppression affecte d'abord les éléments vasculaires les plus primitifs, situés contre le péricycle, et s'étend plus bas à tout le xylème alterne : elle est achevée à peu de distance de la base de la racine (fig. 125). En même temps que disparaissent les vaisseaux intercotylédonaire alternes, se différencient à leur suite, en direction tangentielle et d'un seul côté, des vaisseaux intermédiaires et superposés. Ces derniers constituent, avec le demi-groupe criblé situé en dehors d'eux, une aile cribro-vasculaire dont le xylème tend à rejoindre celui du convergent médian le plus proche. Les deux convergents intercotylédonaire se comportent de la même manière, quoique souvent à des niveaux différents

mais peu éloignés, on obtient deux ailes cribro-vasculaires (CXs et DXs) opposées en diagonale, dont le xylème se raccorde complètement, si la plantule est suffisamment développée, avec celui des convergents médians (fig. 122, 123 et 124). Ce raccord se réalise grâce à deux autres ailes de vaisseaux intermédiaires et superposés (AXid, AXsd, BXid, BXsd) développées du côté correspondant par les deux convergents médians (fig. 122, 123 et 124).

Un peu plus bas, ces derniers existent seuls. Leur xylème (AXa et BXa, fig. 125), encore entièrement constitué à ce niveau par des

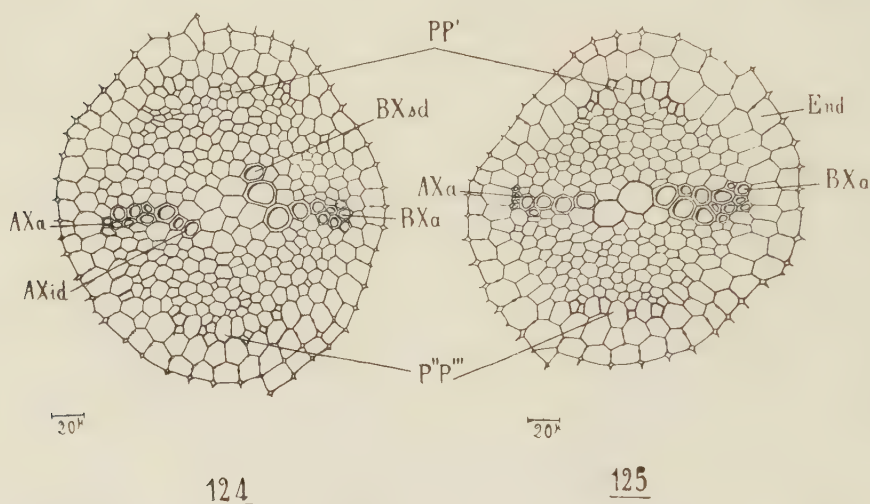


Fig. 124 et 125. — *Echinops Ritro*. — Coupes transversales dans la racine, à des niveaux plus éloignés de la base que celui de la figure précédente.

éléments centripètes, tend à former une bande diamétrale. Celle-ci est comprise entre deux larges groupes criblés dont chacun fait suite à deux des quatre groupes criblés de la région moyenne de la tigelle.

Je crois exprimer exactement ces faits en disant que la disparition des deux convergents intercotylédonaires au voisinage de la base de la racine est corrélative d'une accélération locale de leur développement. Cette accélération, qui s'exerce de haut en bas, consiste dans la suppression progressive, finalement complète, du xylème alterne d'abord, puis du xylème intermédiaire, et le développement précoce d'une aile cribro-vasculaire superposée qui raccorde le convergent sur le point de s'éteindre à l'un des convergents médians et assure ainsi la continuité de l'appareil conducteur de la plantule. Les deux convergents médians subissent eux-mêmes, vers le niveau où s'établit la

structure diarche, une légère accélération reconnaissable au développement plus avancé de l'une de leurs ailes vasculaires. L'existence d'une telle accélération, s'exerçant, au moins pour les convergents intercotylédonaire, *en sens inverse de l'accélération basifuge*, n'avait encore été signalée, à ma connaissance, dans aucune plantule, avant la publication des notes préliminaires [183, 186], où j'ai consigné certains résultats du présent travail.

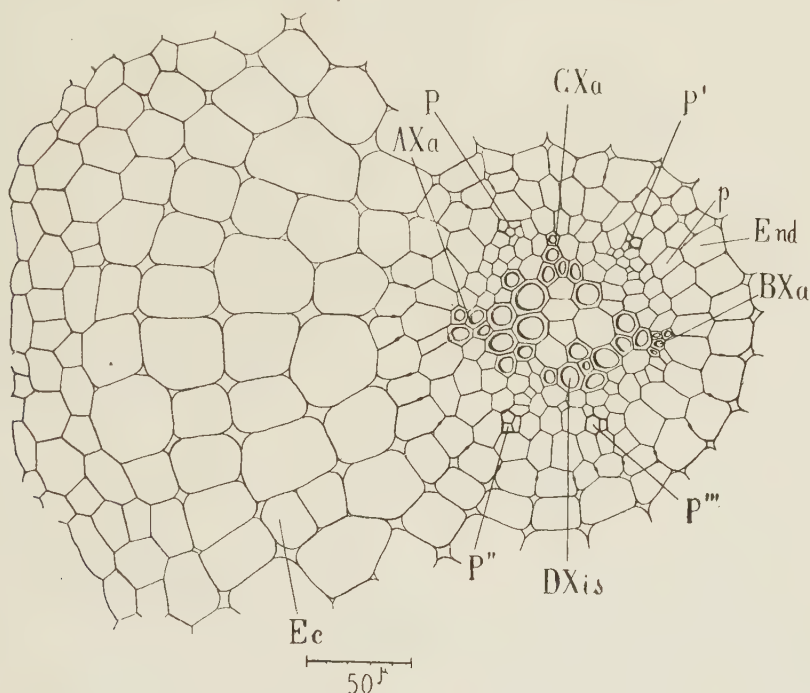


Fig. 126. — *Ambrosia tenuifolia* Spreng. — Coupe transversale près de la base de la racine (plantule E de la première partie); DXis, vaisseaux du convergent D correspondant à la fin du stade intermédiaire ou au début de la phase superposée; p, péricycle.

Une semblable réduction de la tétrarchie à la diarchie par suppression des convergents intercotylédonaire se produit également, comme je l'ai indiqué plus haut (1^{re} partie, Chapitre III, p. 71), chez certaines plantules d'*Ambrosia tenuifolia*, à un niveau variable de la racine.

La section transversale représentée dans la figure 126, faite près de la base radiculaire, montre quatre convergents dont les xylèmes sont inégalement développés. Les deux groupes vasculaires médians présentent chacun de nombreux vaisseaux alternes et intermédiaires

dont les plus primitifs sont séparés de l'endoderme par une seule assise péricyclique. Dans le groupe xylémique correspondant au convergent intercotylédonaire C, les vaisseaux alternes sont moins nombreux et le plus primitif d'entre eux est séparé de l'endoderme par deux assises de péricycle. Le xylème du convergent intercotylédonaire D est dépourvu d'éléments véritablement alternes : par leur situation vis-à-vis du phloème, les vaisseaux qui lui correspondent paraissent appartenir au stade intermédiaire ou au début de la phase superposée.

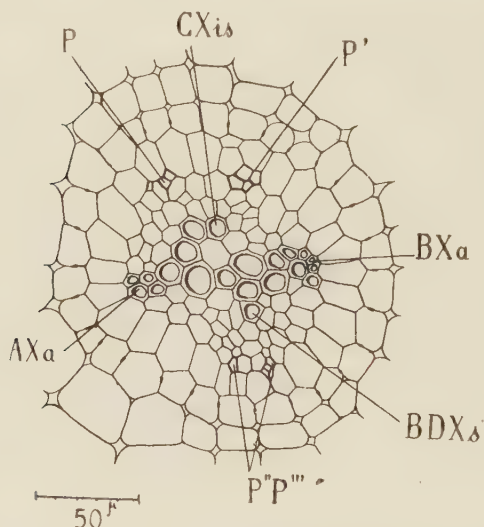


Fig. 127. — *Ambrosia tenuifolia*. — Coupe transversale de la racine (à un niveau légèrement plus éloigné de la base) : CXis, vaisseau intermédiaire ou superposé du convergent C.

Un peu plus bas dans la même racine (fig. 127), les deux groupes vasculaires médians sont seuls munis d'éléments alternes. La portion du xylème qui paraît appartenir au convergent C est réduite à deux vaisseaux correspondant au stade intermédiaire ou à la phase superposée. Le groupe vasculaire du convergent D est ou bien totalement supprimé ou bien représenté seulement par le vaisseau superposé BDXs.

La réduction du type tétrarche au type diarche chez *Ambrosia tenuifolia*, est donc corrélative d'une accé-

lération évolutive marquée des convergents intercotylédonaire dans la région où ceux-ci disparaissent. Le processus de réduction est exactement le même que chez *Echinops Ritro*. Dans les deux cas, le développement des xylèmes intercotylédonaire subit une accélération locale : leurs éléments s'éteignent dans l'ordre même de leur apparition ; les quatre groupes criblés s'unissent deux à deux de manière à constituer deux arcs situés de part et d'autre des xylèmes médians.

Chez d'autres espèces dans la plantule desquelles le nombre des protoxylèmes alternes se réduit de 4 à 2 au voisinage de la base racinaire (par exemple chez *Mirabilis jalapa* d'après GÉRARD, chez *Heliopsis laevis* d'après LEE, etc.), le comportement des convergents intercotylédonaire au niveau où s'établit la structure diarche paraît être le même que chez *Echinops Ritro*.

CHAPITRE II

Réduction par fusion de deux xylèmes alternes avec accélération faible ou nulle

Dans le second mode, la réduction n'est ordinairement pas accompagnée d'accélération fortement marquée du développement vasculaire ; dans les cas où celle-ci existe, elle est beaucoup plus faible que dans le mode décrit au chapitre précédent. Ce qu'on observe le plus souvent, c'est un simple rapprochement de deux groupes de xylème alterne voisins qui se fusionnent plus bas après extinction du phloème interposé ; ces groupes vasculaires alternes peuvent s'accroître légèrement dans le sens tangentiel au voisinage du niveau où se produit la réduction, grâce au développement d'un petit nombre de vaisseaux intermédiaires.

Ce deuxième mode de réduction paraît assez fréquemment réalisé dans les germinations de Pin. DANGEARD [76] signale, sans donner de description détaillée, qu'il a observé une division en deux d'un faisceau vasculaire et du canal sécréteur correspondant dans la racine d'une plantule de *Pinus Laricio* Poir. Dans une germination de *Pinus Torreyana* Parry, décrite par KATTEIN [134], deux des groupes de xylème alterne de la racine se montrent de plus en plus rapprochés de haut en bas et finissent même par se souder l'un à l'autre grâce à quelques vaisseaux intermédiaires développés entre leurs portions les plus récentes. Dans l'important travail de HILL et DE FRAINE [115] sur la structure des plantules de Gymnospermes, sont également mentionnés des cas dans lesquels on voit certains groupes vasculaires alternes de la tige hypocotylée ou de la racine se rapprocher progressivement et finalement fusionner.

Bien que le présent mémoire ait spécialement pour objet les Dicotylédones, je crois utile de décrire le second mode de réduction d'abord chez une plantule de Conifère où il n'entraîne aucune accélération vasculaire et présente de ce fait une simplicité plus grande.

1^{er} EXEMPLE : *Pinus maritima* Lam. — Les figures 128 à 130 représentent des fragments de coupes transversales faites dans la région

moyenne de la tige hypocotylée (fig. 128) et dans la racine (fig. 129 et 130) d'une plantule de *Pinus maritima* Lam. Cette germination possédait cinq cotylédons à structure primitive à la base, à chacun desquels correspondait un convergent dans la tige hypocotylée et la racine, et deux cotylédons à structure récente dont la nervure présentait la disposition superposée sur toute sa longueur et ne correspondait à aucun des convergents existant dans la partie hypocotylée.

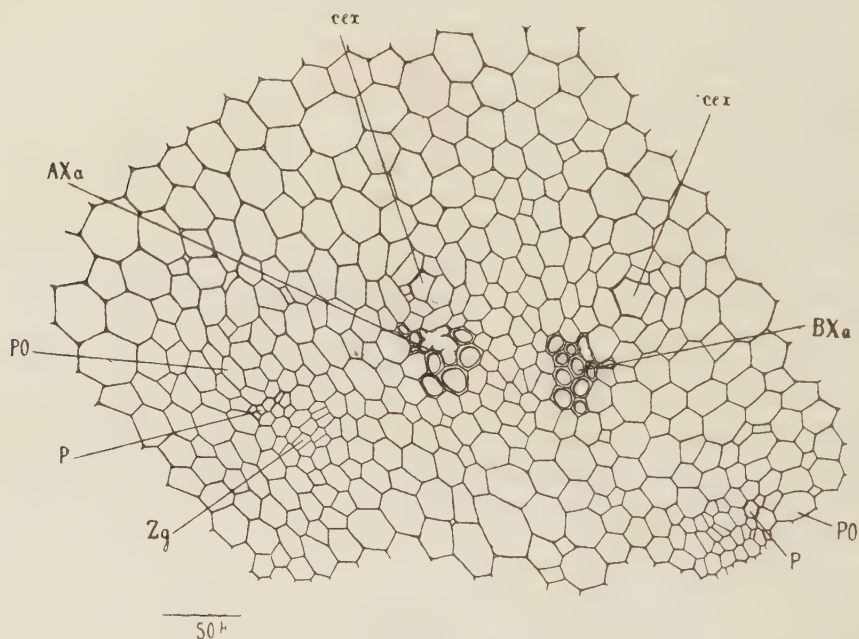


Fig. 128. — *Pinus maritima* Lam. — Fragment d'une coupe transversale de la région moyenne de la tige hypocotylée : *AXa*, *BXa*, groupes vasculaires alternes (partiellement résorbés) ; *PO*, phloème précurseur ; *P*, phloème primaire ; *Zg*, zone génératrice libéro-ligneuse ; *cex*, canaux sécréteurs ; même échelle pour les fig. 129 et 130.

L'accélération basifuge étant relativement faible dans cette espèce, la structure alterne persiste pour chaque convergent, ainsi que l'a montré G. CHAUEAUD [47], sur toute la longueur de la tige hypocotylée et dans la région inférieure du cotylédon où elle fait place rapidement à la disposition superposée. En dehors de la portion vasculaire alterne de chaque convergent, se trouve un canal sécréteur (*cex.*). J'ai observé dans la série des coupes que les xylèmes alternes de deux convergents (*AXa* et *BXa*, fig. 128) se rapprochent progressivement en descendant à partir du sommet de la tigelle. Dans la région moyenne de celle-ci, le groupe criblé compris entre eux disparaît (fig. 128). Les deux groupes

de xylème continuant à se rapprocher peu à peu dans la partie infé-

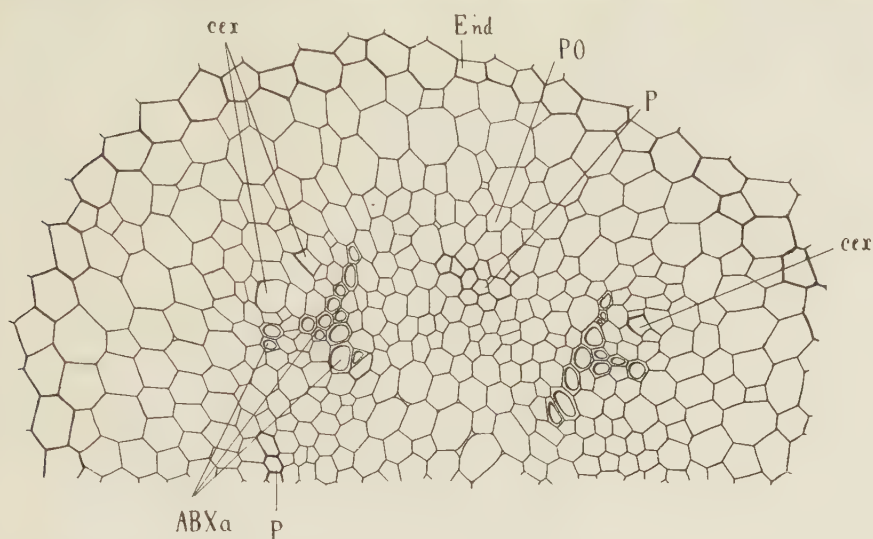


Fig. 129. — *Pinus maritima*. — Fragment d'une coupe transversale de la région moyenne de la racine; *ABXα*, groupe vasculaire alterne résultant de l'union de *AXα* et de *BXα*; *End*, endoderme.

rieure de la tige hypocotylée et la région basilaire de la racine. Ils

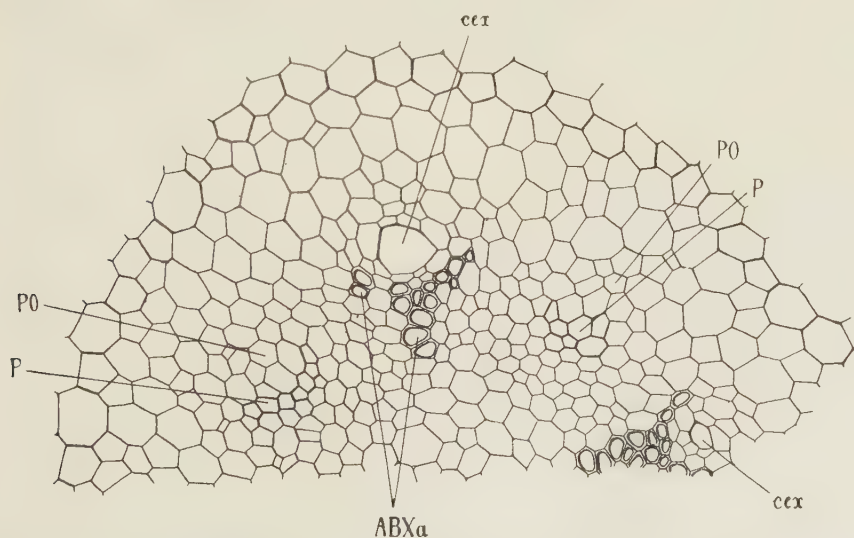


Fig. 130. — *Pinus maritima*. — Fragment d'une coupe transversale de la racine (niveau un peu plus éloigné de la base que le précédent).

sont toujours accompagnés dans ce déplacement progressif par les

deux canaux sécréteurs qui leur correspondent. Dans la région moyenne de la racine (fig. 129), les groupes vasculaires alternes ainsi rapprochés se sont complètement fusionnés et constituent ensemble un groupement unique en forme d'Y dont la pointe est tournée vers le centre (ABXa, fig. 129) et entre les deux branches duquel on observe deux canaux sécréteurs (cex.). Plus bas encore, près du sommet de la racine (fig. 130), ces deux canaux sécréteurs sont confondus et le canal qui en résulte est très volumineux par comparaison avec ceux qui accompagnent les xylèmes des autres convergents.

Dans cet exemple, la réduction dans le nombre des unités conductrices n'est en corrélation avec aucune accélération vasculaire appréciable. Elle se produit par simple rapprochement et union consécutive des xylèmes alternes après disparition du groupe de phloème compris entre eux. Les canaux sécréteurs qui accompagnent la portion vasculaire des convergents et dont la présence est rigoureusement liée à celle du xylème alterne, subissent le même rapprochement et se réunissent enfin en un seul canal à lumière très large.

2^e EXEMPLE : **Dimorphotheca pluvialis** Moench (*plantule tétracotyle*). -- Pour définir plus complètement ce deuxième mode de réduction, je crois utile de le décrire dans une plantule tétracotyle de *Dimorphotheca pluvialis* présentant dans la région moyenne de la tigelle quatre convergents unis par leurs phloèmes et correspondant respectivement aux nervures médianes des quatre cotylédons. Au milieu de la tige hypocotylée (fig. 131), le développement des groupes de xylème de ces convergents (AXa, BXa, CXa, DXa) est à peine parvenu au début du stade intermédiaire. La section transversale montre une structure analogue à celle de la région correspondante de la plantule d'*Echinops Ritro* décrite au chapitre précédent. Le choix de cet exemple est donc particulièrement propre à faire ressortir la différence qui sépare le deuxième mode de réduction de celui qui est réalisé dans cette dernière espèce.

Vers la base de la tigelle, deux des quatre groupes criblés (P'', P''') diminuent progressivement de taille et finalement s'éteignent. Les quatre groupes vasculaires alternes se rapprochent alors en deux paires séparées par les deux groupes de phloème qui subsistent (P, P'). Dans la région basilaire de la racine (fig. 132), on peut encore reconnaître, à l'intérieur de chaque paire, deux pôles de xylème centripète correspondant aux deux groupes vasculaires alternes, lesquels sont réunis

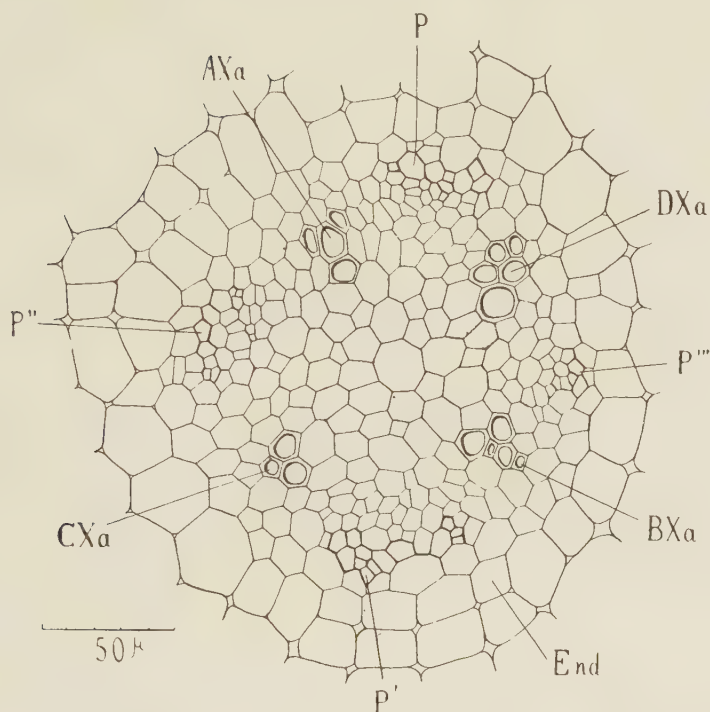


Fig. 131. — *Dimorphotheca pluvialis* Moench. — Plantule tétracotyle; section transversale de la région moyenne de la tige hypocotylée; *AXa*, *BXa*, *CXa*, *DXa*. groupes vasculaires alternes des convergents A, B, C et D; *P*, *P'*, *P''*, *P'''*. groupes criblés; *End*. endoderme.

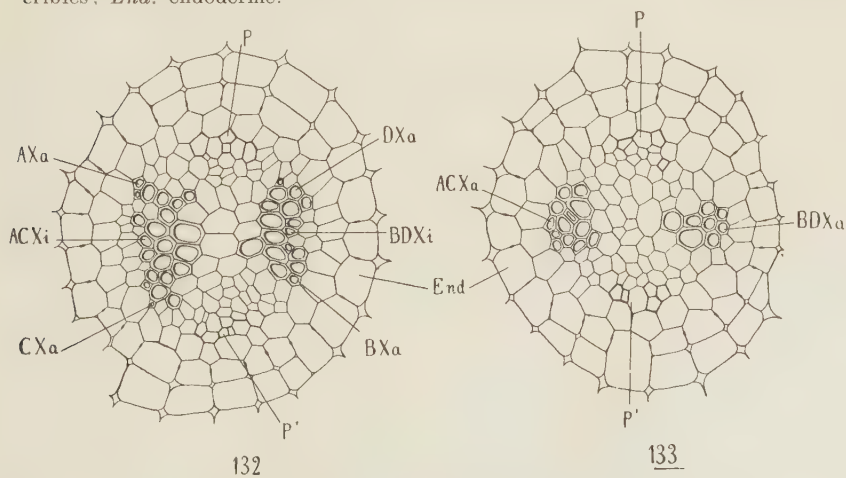


Fig. 132 et 133. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule tétracotyle. — Fig. 132: région basilaire de la racine; *ACXi* et *BDXi*, xylème intermédiaire, même échelle que pour la fig. 131. — Fig. 133: région moyenne de la racine; *ACXa*. groupe vasculaire alterne résultant de l'union des groupes *AXa* et *CXa*; *BDXa*. groupe vasculaire alterne résultant de l'union des groupes *BXa* et *DXa*.

par quelques vaisseaux intermédiaires différenciés seulement à ce niveau.

Plus bas la fusion progressive des quatre groupes de xylème alterne en deux paires, devient rapidement plus intime de sorte que dans la région moyenne de la racine (fig. 133), la structure diarche typique est réalisée : on n'observe plus que deux groupes vasculaires centripètes (ACXa et BDXa) alternant avec deux groupes criblés (P, P'). Ici encore, la réduction se produit par extinction dans le phloème et fusion dans le xylème ; elle est accompagnée d'une légère accélération locale comme l'indique la différenciation hâtive de quelques vaisseaux intermédiaires.

Dans la majorité des plantules polycotylées que j'ai examinées, appartenant au *Dimorphotheca pluvialis* et à d'autres espèces de Dicotylédones, j'ai constaté une diminution du nombre des convergents dans la tigelle ou la racine, et cette réduction se produit le plus souvent selon le mécanisme qui vient d'être décrit chez le Souci pluvial.

CHAPITRE III

Cas intermédiaires entre les deux modes de réduction

Il est intéressant de noter que, dans certaines plantules, on peut observer des cas de réduction intermédiaires à certains égards entre les deux modes typiques décrits ci-dessus.

On voit alors un groupe de phloème s'éteindre et les deux groupes de xylème voisins se rapprocher, mais, avant la fusion complète de ces derniers, la portion centripète de l'un d'eux cesse de se différencier : il y a alors une accélération vasculaire aussi accusée que dans le cas de l'*Echinops Ritro*, et disparition d'un groupe criblé comme dans les exemples décrits plus haut chez *Pinus maritima* et *Dimorphotheca pluvialis*.

L'existence de ce mécanisme particulier de réduction a déjà été indiquée par BEXON [10] dans certaines plantules anormales de *Centranthus ruber* DC. Je l'ai observé moi-même dans une germination anormale de *Raphanus sativus* L. Cette plantule possédait deux cotylédons très inégaux sur la valeur desquels je reviendrai plus loin (3^e partie, Chapitre V, p. 199). L'un, de forme et de structure normales, brièvement pétiolé, légèrement échancré selon le plan médian à son sommet, présentait une nervure médiane puissante et deux latérales plus grêles se raccordant à la précédente dans le pétiole. L'autre cotylédon, de taille plus grande, muni aussi d'un court pétiole, se montrait divisé à son sommet par deux légères échancrures latérales symétriques en trois lobes peu prononcés et sensiblement égaux. Il présentait deux fortes nervures ramifiées placées entre le lobe médian et les lobes latéraux et deux nervures latérales plus grêles se raccordant à ces dernières dans le pétiole.

La tigelle possédait trois convergents sur presque toute sa longueur, mais ce nombre se réduisait à deux près de sa base. Dans les coupes transversales de la partie supérieure de la tigelle (fig. 134), les trois convergents A, B et C, dont le développement est parvenu au stade intermédiaire, sont placés à distance inégale les uns des autres. Les deux convergents B et C, qui correspondent aux deux fortes ner-

vures du cotylédon trilobé, sont placés au contact l'un de l'autre. Entre leurs xylèmes alternes (BXa, CXa), existe un seul groupe criblé que je désigne par la notation BCP parce qu'il participe à la constitution des deux convergents B et C. Les deux autres fascicules criblés de ces mêmes convergents (BPd et CPg) sont respectivement distincts des groupes de phloème du convergent A. Celui-ci correspond à la nervure médiane du cotylédon normal.

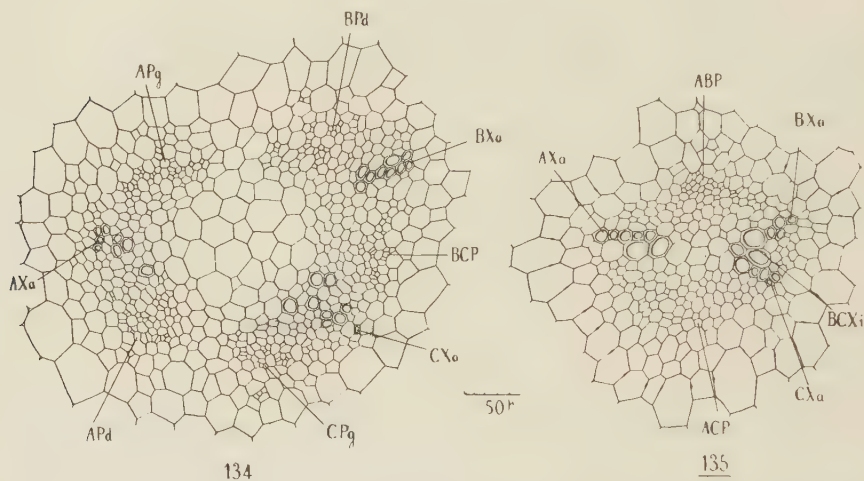


Fig. 134 et 135. — *Raphanus sativus* L., plantule anormale. — Partie supérieure (fig. 134) et inférieure (fig. 135) de la tigelle; AXa, BXa, CXa, xylèmes alternes des convergents A, B et C; APd, BPd, fascicules criblés droits des convergents A et B; APg, CPg, fascicules criblés gauches des convergents A et C; BCP, ABP, ACP, groupes criblés; BCXi, xylème intermédiaire.

Les xylèmes de ces trois convergents sont encore à peu près uniquement formés à ce niveau de vaisseaux alternes et intermédiaires.

Dans les coupes transversales faites vers le tiers inférieur de la tigelle (fig. 135), cette structure présente les modifications suivantes :

Les fascicules criblés APg et BPd sont unis tangentiellement en un large groupe de phloème ABP commun aux convergents A et B ; de même les deux fascicules APd et CPg ont convergé l'un vers l'autre et se sont confondus en une bande criblée ACP alternant avec les groupes vasculaires des convergents A et C. Le groupe de phloème BCP n'est pas représenté à ce niveau. Dans les trois groupes vasculaires, les éléments intermédiaires sont en nombre moindre. Enfin, les xylèmes des convergents B et C sont fortement rapprochés et unis par leurs vaisseaux les plus récents.

En descendant au-dessous du niveau qui vient d'être décrit, on constate que le développement vasculaire du convergent C s'accélère localement : le xylème CXa subit une réduction progressive qui affecte d'abord ses éléments les plus primitifs.

Près de la base de la tigelle (fig. 136), la suppression de la portion vasculaire alterne du convergent C est à peu près complète : le xylème

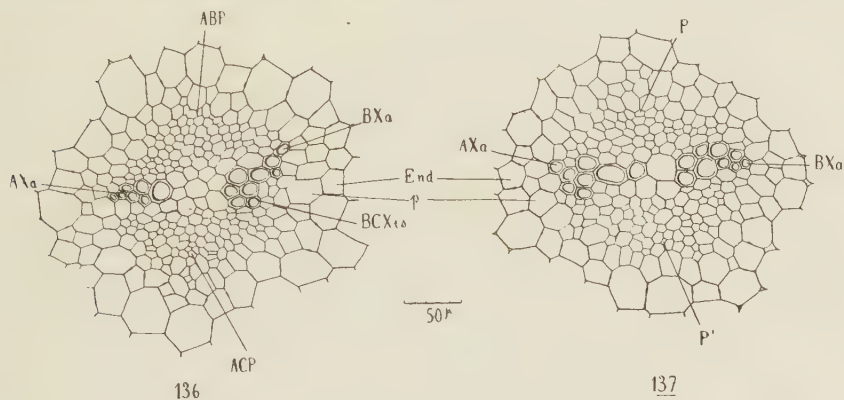


Fig. 136 et 137. — *Raphanus sativus*, plantule anormale. — Coupes transversales près de la base de la tigelle (fig. 136) et dans la région basilaire de la radicule (fig. 137) ; *BCXis*, xylème intermédiaire et superposé des convergents B et C ; *End*, endoderme ; *p*, péricycle ; *P* et *P'*, groupes criblés.

de ce convergent est désormais difficile à distinguer des vaisseaux les plus récents du convergent B (*BCXis*).

Les coupes transversales faites dans la région basilaire de la radicule montrent une organisation diarche normale comportant deux groupes de xylème AXa et BXa de développement égal, en alternance avec deux arcs criblés P et P' (fig. 137).

Dans cette plantule, la réduction de la triarchie à la diarchie s'effectue à la fois par extinction d'un groupe de phloème et par suppression progressive d'un groupe de xylème dont le développement présente ainsi une accélération de plus en plus grande s'exerçant de haut en bas.

CHAPITRE IV

Le cas de l'*Echinops Ritro* L. et la théorie du raccord

La théorie classique du dédoublement et de la rotation des faisceaux vasculaires ayant été abandonnée par son principal défenseur (VAN TIEGHEM) à la suite des travaux de G. CHAUVEAUD sur le développement de l'appareil conducteur, certains auteurs ont tenté depuis, pour décrire les connexions anatomiques de la racine et de la tige, de ressusciter la *théorie du raccord* soutenue antérieurement avec quelques variantes par NAEGELI [156], C. E. BERTRAND [9], LIGNIER [140], VUILLEMIN [191], DANGEARD [74, 75, 77], GRAVIS [101 et 102], STERCKX [171].

Cette théorie, que j'ai brièvement résumée ailleurs [185, 187], est contenue dans les trois hypothèses suivantes :

1° L'appareil conducteur de la tige et de la feuille d'une part, et celui de la racine d'autre part, possèdent des structures primaires *fondamentalement différentes*. Le premier est constitué par des faisceaux libéro-ligneux à bois centrifuge, le second par des faisceaux ligneux centripètes alternant avec des faisceaux libériens.

2° Ces deux appareils conducteurs fondamentalement distincts sont *discontinus à l'origine* (1).

3° Ils se raccordent secondairement l'un avec l'autre soit dans les pétiotes cotylédonaire et la tigelle, soit seulement dans la tigelle ou même quelquefois la région basilaire de la radicule. Ce raccord s'établit habituellement par l'insertion de chacun des faisceaux vasculaires centripètes venant de la racine entre les deux moitiés d'un faisceau libéro-ligneux descendant des cotylédons ou de la tige et bifurqué inférieurement (2).

Or, les faits qu'a révélés l'étude ontogénétique des plantules, et qui ont permis à G. CHAUVEAUD d'établir les lois de la desmogénèse

(1) S'il y avait continuité initiale entre ces deux appareils, il ne pourrait être question d'un raccord.

(2) GRAVIS [103], reprenant un terme de COMPTON [72], a donné le nom de *triade* au groupement de raccord constitué par les deux branches descendantes d'un faisceau libéro-ligneux bifurqué et le faisceau ligneux centripète situé entre elles.

prouvent l'unité fondamentale de l'appareil conducteur et conduisent à rejeter la théorie du raccord.

Après les travaux de CHAUVEAUD sur le développement vasculaire [57, 59, 64, 65] et diverses publications de COMPTON [72], BECQUEREL [3 et 4], DAUPHINÉ [81, 82, 84], BOUVRAIN [18 et 19], THOMAS [175], MESSERI [149] et BEXON [12], la condamnation de cette théorie paraissait définitive. Toutefois, elle a été maintenue par l'un de ses auteurs (GRAVIS [103, 104 et 105]) et soutenue encore récemment par BUGNON [29, 35, 42] et Maurice JEAN [130]. Il n'est donc pas inutile de la confronter une fois de plus avec les faits. Je me bornerai à étudier son application dans le cas du type cruciforme tétrarche en prenant comme exemple l'*Echinops Ritro*.

A. UNITÉ ET CONTINUITÉ DE L'APPAREIL CONDUCTEUR. — Dans les individus les plus jeunes, étudiés par la méthode des coupes en série, l'appareil conducteur se montre continu d'un bout à l'autre dès que ses premiers éléments commencent à se différencier nettement des cellules méristématiques environnantes. L'hypothèse de la dualité et celle de la discontinuité originelles de l'appareil conducteur sont donc démenties par les faits.

Il faut remarquer à cet égard que, tout en se refusant à abandonner complètement ces deux hypothèses qui sont le fondement même de la théorie du raccord, les défenseurs actuels de cette théorie ne contestent pas l'extrême précocité du stade auquel la continuité des éléments originels de l'appareil conducteur est réalisée dans l'embryon. « Le raccord entre les appareils radical et cotylédonaire, dit à ce sujet BUGNON [29], *s'il s'effectue*, le fait alors que ces deux appareils *sont encore à l'état de cordon procambial*, dans un corps embryonnaire très petit » (1).

Cette opinion, malgré la réserve qu'elle comporte, ne paraît pas admissible. Les cellules méristématiques de l'embryon destinées à former ultérieurement d'une part les éléments criblés et vasculaires de la racine, d'autre part les éléments conducteurs superposés des groupes libéro-ligneux cotylédonaire, ne sont pas exactement comparables ontogénétiquement parce qu'elles n'ont pas un caractère également primitif, et c'est établir une assimilation erronée que de les réunir indistinctement les unes et les autres sous la dénomination commune de procambium. On sait en effet que les premiers éléments de l'appareil conducteur, lorsqu'ils présentent les dispositions alterne

(1) Les mots soulignés ne sont pas en italique dans le texte de l'auteur [29].

et intermédiaire, que ce soit dans la radicule (fig. 138), la tigelle (fig. 139) ou la région basilaire des cotylédons, se différencient aux

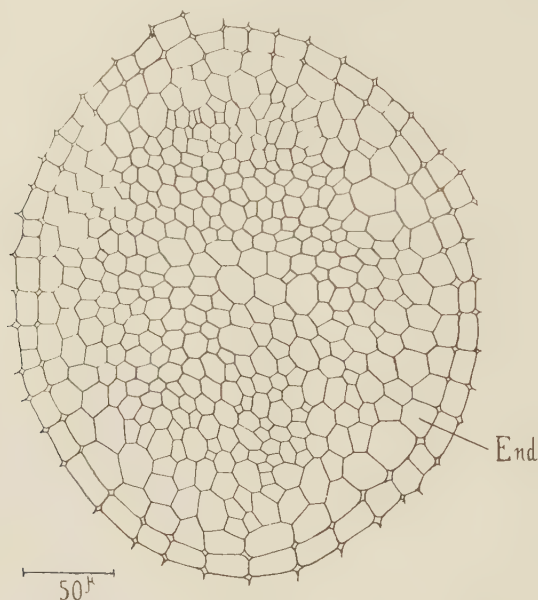


Fig. 138. — *Echinops Ritro* L. — Plantule très jeune (encore entièrement contenue dans l'akène), coupe transversale dans la région inférieure de la partie hypocotylée; *End.* endoderme.

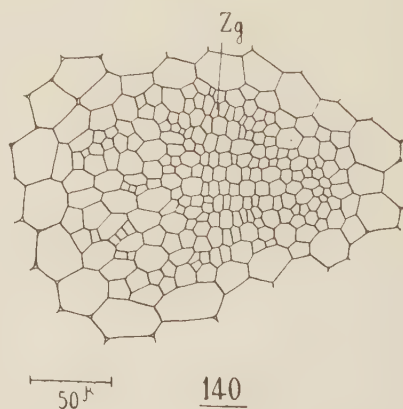
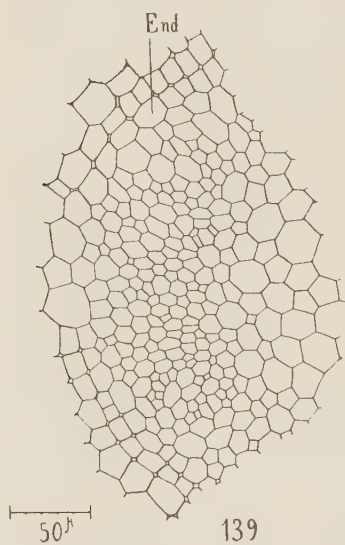
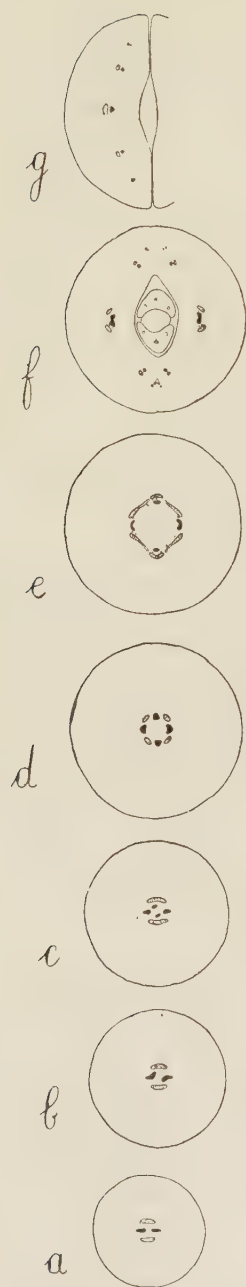


Fig. 139 et 140. — *Echinops Ritro*. — Plantule très jeune, coupe transversale dans la région supérieure de la partie hypocotylée (fig. 139) et dans un cotylédon (au-dessus de la région basilaire (fig. 140); *End.* endoderme; *Zg.* zone génératrice (méristème secondaire).

dépens d'un méristème réellement primaire, c'est-à-dire dans lequel aucune orientation déterminée des cloisonnements longitudinaux ne peut être mise en évidence. Au contraire, dans les régions où se produit la réduction et l'extinction des éléments conducteurs alternes et intermédiaires, corrélatives d'une apparition précoce des éléments conducteurs superposés, le méristème présente de très bonne heure, même bien avant la différenciation d'aucun élément vasculaire, des cellules cloisonnées tangentiellement dont l'ensemble constitue un véritable méristème secondaire (fig. 140). L'apparition de ces cloisonnements secondaires est de plus en plus précoce à mesure que l'on s'élève dans la plantule ; elle est progressive de bas en haut sans qu'il soit possible de lui assigner une limite inférieure précise ; elle se manifeste avec le maximum d'intensité dans la région où les éléments conducteurs alternes et intermédiaires, primitifs dans l'évolution vasculaire, ne sont plus représentés, et où les premiers vaisseaux sont superposés au phloème et à différenciation centrifuge.

L'ontogénèse ne montre donc pas seulement que l'appareil conducteur est continu dès que ses premiers éléments sont différenciés dans le corps embryonnaire ; elle nous apprend également que la différence anatomique essentielle que l'on relève entre les éléments méristématiques dont cet appareil dérive réside dans l'allure de leur développement, *allure qui se modifie progressivement de bas en haut par l'apparition de plus en plus précoce des cloisonnements caractéristiques des formations secondaires*. Il existe dans le développement du méristème originel de l'appareil conducteur une *accélération basifuge* qui prélude en quelque sorte à celle que l'on constate dans l'édification ultérieure de cet appareil.

B. ACCÉLÉRATION PROGRESSIVE DU DÉVELOPPEMENT DES GROUPES VASCULAIRES MÉDIANS DANS LES RÉGIONS SUPÉRIEURES DE LA PLANTULE. — Le développement des xylèmes médians s'effectue suivant une même loi fondamentale dans les trois parties de la plantule : radicule, tigelle et cotylédons. Il débute par la disposition alterne à laquelle correspond, suivant les niveaux, un nombre plus ou moins grand de vaisseaux, et il aboutit à la disposition superposée qui est réalisée plus ou moins rapidement suivant la région que l'on considère. Ce développement est progressivement abrégé de bas en haut par une réduction de plus en plus grande de la phase alterne primitive et une précocité de plus en plus marquée de la phase superposée ontogénétiquement et phylogénétiquement plus récente. A mesure que l'on s'élève dans la tigelle



et les cotylédons les vaisseaux alternes et intermédiaires sont supprimés dans l'ordre même de leur différenciation, tandis que les vaisseaux superposés apparaissent de plus en plus vite comme les cloisons secondaires. A une distance habituellement faible de la base cotylédonaire, la suppression des vaisseaux primitifs est totale et le xylème présente d'emblée la disposition superposée récente (voir fig. 141).

Ce serait établir une séparation purement verbale, contraire à la réalité, que de considérer comme des entités distinctes la partie cotylédonaire et la partie radicale des groupes vasculaires médians. Il ne serait guère plus arbitraire de prétendre que ceux-ci sont constitués d'autant de systèmes distincts que l'on a fait de coupes transversales. On exprime au contraire exactement les faits eux-mêmes en affirmant que chaque groupe vasculaire médian forme un système continu dont l'évolution, comme celle des éléments méristématiques dont il dérive, est d'autant plus rapide que l'on considère un niveau plus éloigné de la radicule.

C. BIPOLARITÉ DE L'ACCÉLÉRATION DANS LE DÉVELOPPEMENT DES GROUPES VASCULAIRES INTERCOTYLÉDONAIRES. — Lorsque l'évolution des xylèmes intercotylédonaires est complète, c'est-à-dire lorsqu'elle n'est pas écourtée par une suppression partielle ou totale de la phase primitive, elle suit la même loi fondamentale que celle des xylèmes médians. Comme ces derniers, ils se montrent formés au début par un groupe de vaisseaux alternes auxquels s'ajoutent ultérieurement des vaisseaux intermédiaires et superposés. Mais, dans les cas les plus fréquents, c'est seulement dans la région inférieure de la tigelle que le dé-

Fig. 141. — *Echinops Ritro*. — Schémas de coupes transversales intéressant de bas en haut : a, région moyenne de la racine ; b et c, région basilaire de la racine (c est plus près de la base) ; d, région inférieure de la tige hypocotylée ; e, sommet de la tige hypocotylée ; f, base cotylédonaire ; g, niveau plus élevé dans les cotylédons.

veloppement des xylèmes intercotylédonaire présente cette allure lente et primitive. Au-dessus et au-dessous de cette région, on constate une suppression progressive, finalement totale, des vaisseaux alternes, puis des vaisseaux intermédiaires, et une différenciation de plus en plus précoce des vaisseaux superposés.

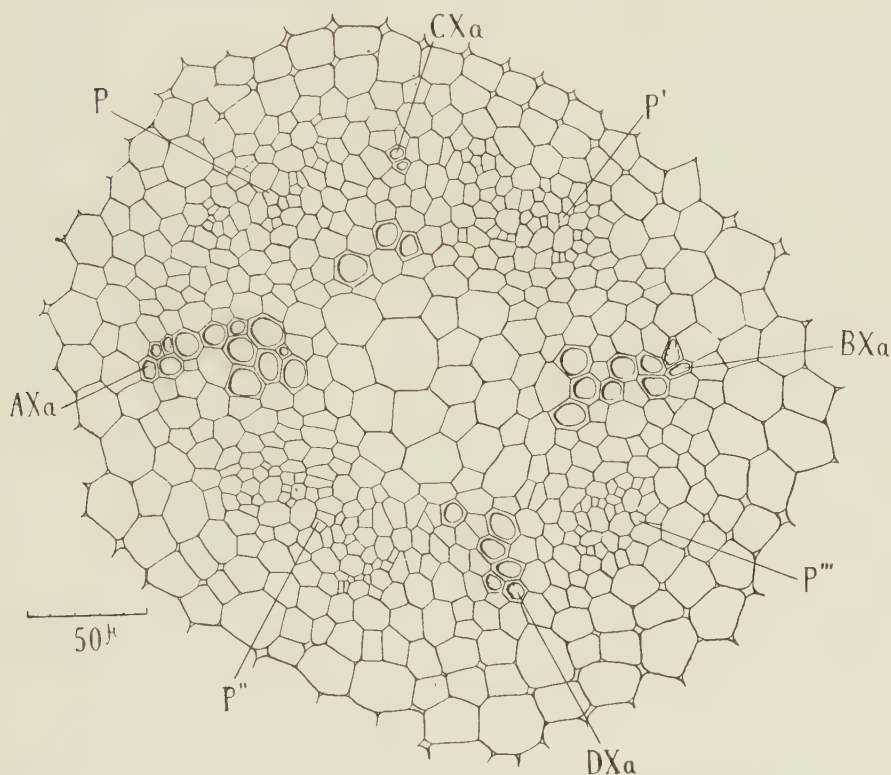


Fig. 142. — *Echinops Ritro*. — Partie inférieure de la tige hypocotylée; P, P', P'', P''', groupes criblés; AXa, BXa, CXa, DXa, groupes vasculaires alternes des convergents A, B, C, D.

Cette double accélération, s'exerçant à la fois vers le haut et vers le bas à partir de la région inférieure de la tigelle, est telle que dans les individus les plus nombreux, les xylèmes intercotylédonaire présentent d'emblée une structure superposée au sommet de l'hypocotyle et dans la région basilaire de la racine, tandis que leur structure est alterne dans la partie inférieure de la tigelle. Par conséquent la disposition alterne, que l'on affirme caractéristique de la racine, n'est complètement réalisée pour chacun d'eux que dans la partie inférieure de la tigelle, qui est une portion de la tige. Ils offrent au contraire

la disposition superposée considérée comme particulière à la tige et à la feuille, non seulement dans les cotylédons et au sommet de la tige hypocotylée, mais aussi dans la région basilaire de la racine, au voisinage du niveau où ils s'éteignent (voir fig. 141). Il est à peine utile de faire observer que ces faits sont absolument opposés à la théorie du raccord.

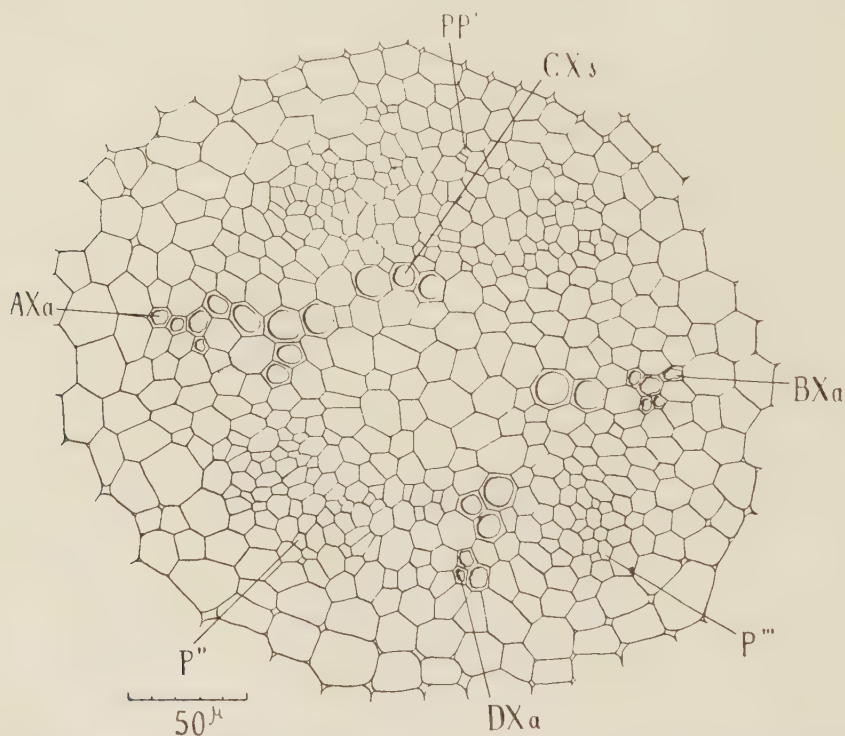


Fig. 143. — *Echinops Ritro* (même plantule que pour la fig. 142). — Région basilaire de la racine; CXs. xylème superposé du convergent C.

D. VARIATIONS INDIVIDUELLES DANS LE DÉVELOPPEMENT DES XYLÈMES INTERCOTYLÉDONAIRES. — Chez certaines plantules d'*Echinops Ritro*, le xylème alterne s'étend longitudinalement sur une distance plus grande dans l'un des groupes vasculaires intercotylédonaire que dans l'autre.

C'est ce que montrent les fig. 142 à 145 représentant des coupes transversales intéressantes à cet égard.

Dans la partie inférieure de la tigelle (fig. 142), les deux xylèmes intercotylédonaire, dont le développement est parvenu au début de la phase superposée, possèdent chacun des éléments alternes; ceux-ci

sont toutefois plus nombreux dans le groupe DXa que dans le groupe CXa.

Dans la région basilaire de la racine de la même plantule (fig. 143), l'un des xylèmes intercotylédonaires n'est pas encore sensiblement affecté par la réduction : ses éléments primitifs (DXa) sont encore présents. Les vaisseaux alternes sont au contraire complètement supprimés dans le système xylémique opposé qui n'est plus représenté à ce niveau que par un groupe vasculaire CXs nettement superposé au phloème.



Fig. 144 et 145. — *Echinops Ritro*. — Partie supérieure de la tige hypocotylée.

De même, dans la partie supérieure de la tige hypocotylée, les éléments les plus primitifs de l'un des xylèmes intercotylédonaires (fig. 144) peuvent présenter la disposition alternée, tandis que l'autre (fig. 145) est formé exclusivement au même niveau d'éléments superposés.

Par l'étude comparée d'un nombre assez élevé de plantules, j'ai constaté que le développement des groupes vasculaires intercotylédonaires présente des variations individuelles consistant en une réduction plus ou moins grande de leurs éléments alternes primitifs : la réduction numérique de ces éléments peut aller jusqu'à la suppression totale et les deux xylèmes intercotylédonaires sont alors formés exclusivement de vaisseaux superposés (par exemple plantule C, cf. 1^{re} partie, Chapitre II, p. 46).

On peut résumer ces faits dans les termes suivants :

Le développement des deux systèmes vasculaires intercotylédonaires est plus ou moins accéléré selon les cas. Parfois, cette accélération est *localisée* dans la partie supérieure et la partie inférieure de

leur parcours : ils présentent alors la disposition alterne sur la plus grande partie de leur trajet dans la tigelle tandis qu'ils offrent la disposition superposée à proximité du sommet de celle-ci et au voisinage de la base de la racine, près du niveau où ils s'éteignent. Dans d'autres cas, l'accélération de leur développement est *généralisée* et ils présentent alors d'emblée la disposition superposée sur toute leur longueur. Il existe des intermédiaires entre ces deux types extrêmes.

L'existence de ces variations est incompatible avec la théorie du raccord. L'application de cette théorie conduirait en effet à considérer les xylèmes intercotylédonaires comme des systèmes conducteurs *fondamentalement différents* selon que leurs éléments sont disposés en alternance ou en superposition avec le phloème : or, l'ontogénèse comparée montre que ces différences de disposition ne sont que l'expression des variations que présente l'allure de leur développement.

Cet essai d'application de la théorie du raccord au cas de l'*Echinops Ritro* montre qu'elle est inconciliable avec les données les plus certaines de l'ontogénèse vasculaire. Les faits m'ont amené à la rejeter également pour les nombreuses autres espèces étudiées au cours de la préparation de ce mémoire, et je n'ai trouvé dans les travaux antérieurs aucun exemple qui puisse à juste titre être invoqué en faveur de cette théorie.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

Les faits décrits dans les quatre chapitres qui précèdent permettent les conclusions suivantes :

1° La réduction numérique des convergents s'effectue suivant deux modalités essentielles :

a) Dans le premier mode (*Echinops Ritro*, plantule normale), le groupe de xylème alterne du convergent affecté par la réduction s'éteint complètement et son développement subit une accélération marquée dans la région d'extinction ; corrélativement, les deux groupes criblés voisins se juxtaposent et se réduisent à un seul cordon de phloème.

b) Dans le second mode, on assiste à la disparition d'un groupe criblé, suivie par la fusion des deux groupes xylémiques alternes voisins ; le développement de ces derniers subit, dans la région où s'effectue leur union, une accélération faible (plantule décrite de *Dimorphotheca pluvialis*) et parfois nulle (plantule décrite de *Pinus maritima*) (1).

2° Il existe entre ces deux modes des cas intermédiaires. On voit alors un groupe criblé disparaître et les deux groupes de xylème alterne voisins se rapprocher et s'unir, mais l'un de ceux-ci subit une accélération telle que ses éléments alternes sont complètement supprimés avant la fusion complète (plantule décrite de *Raphanus sativus*).

3° L'accélération vasculaire locale souvent corrélative de la suppression des convergents s'exerce, dans les exemples décrits, en sens inverse de l'accélération basifuge pour les convergents affectés par cette suppression. Le développement d'un système conducteur peut donc s'accélérer à la fois dans deux directions opposées.

4° Dans le cas de l'*Echinops Ritro* (ainsi que chez les autres espèces examinées) la théorie du raccord se montre incompatible avec les faits de l'ontogénèse vasculaire.

(1) J'ai indiqué plus haut les raisons qui m'ont décidé à ajouter cet exemple, bien que le sujet du présent mémoire fût, en principe, limité aux Dicotylédones.

TROISIÈME PARTIE

LES PRINCIPAUX TYPES D'ANOMALIES POUVANT AFFECTER LA DISPOSITION CRUCIFORME : POLYCOTYLIE, SYNCOTYLIE, SCHIZOCOTYLIE, MONOCOTYLIE

Introduction

On sait que certaines espèces de Dicotylédones appartenant aux familles les plus diverses fournissent accidentellement, parfois avec une assez grande fréquence, des plantules différant de la germination dicotylée normale par le nombre ou la forme des cotylédons. Ces différences dans la morphologie externe sont en corrélation avec des différences de structure. Il n'est pas sans intérêt d'examiner les modifications que subissent dans ces plantules anormales les divers types d'organisation cruciforme qui ont été décrits dans la première partie de ce mémoire. Cette étude fera l'objet des chapitres qui suivent.

Il serait superflu de dresser ici la liste, actuellement fort longue, des espèces où la plantule présente, d'une façon plus ou moins fréquente, des anomalies dans le nombre ou la forme des cotylédons et de reproduire la bibliographie considérable qui s'y rapporte. La structure anatomique des plantules anormales a donné lieu dans ces dernières années à de nombreuses publications, notamment de la part de plusieurs auteurs anglais (HOLDEN, BEXON, etc.). On trouvera dans les chapitres suivants les références relatives aux espèces décrites dans ce mémoire. Pour les autres Dicotylédones, je me bornerai à renvoyer au traité classique de tératologie de PENZIG [158] et aux ouvrages de VUILLEMIN [192], WORSDELL [193], HARTZ [108], MASTERS [147], etc. (1).

(1) En dehors des ouvrages indiqués ici et des mémoires qui seront cités plus loin, il convient de mentionner spécialement les recherches déjà anciennes de JUNGER [131, 132, 133], sur les embryons tricotyles, ainsi que deux études importantes de GAIN [98] et de COMPTON [73] où l'on pourra trouver de précieux renseignements.

Les anomalies envisagées ici sont susceptibles, au moins dans certains cas, de transmission héréditaire, au même titre que les fasciations et soudures ; mais cette transmission n'est pas régulière. Parmi les exemples étudiés à cet égard on peut mentionner notamment l'*Helianthus annuus* dont DE VRIES [189] a cultivé une race qui produisait de 50 à 95 % de germinations plus ou moins syncotylées. L'augmentation anormale du nombre des cotylédons (polycotylie), leur division (schizocotylie) ou leur soudure (syncotylie) paraissent devoir être considérées comme des « mutations infixables » (cf. GUYÉNOT [107, p. 303] et DE VRIES [189, 190]). Ces anomalies peuvent être accumulées à un degré considérable dans la descendance sans toutefois produire des races absolument exemptes de réversion.

Dans les plantules polycotyles, schizocotyles et syncotyles, on constate très fréquemment des irrégularités dans le nombre ou la disposition des premières feuilles épicotylées. Le plus souvent ces perturbations phyllotaxiques intéressent surtout les premiers entre-nœuds, la disposition normale se rétablissant ensuite plus ou moins rapidement.

Les conditions physiologiques qui peuvent intervenir dans la production des anomalies cotylédonaire sont encore à déterminer. En l'absence de données positives à cet égard, il serait prématuré d'attribuer à ces anomalies, comme certains auteurs ont cru devoir le faire, la signification de caractères ancestraux.

On sait depuis longtemps que la forme externe des germinations, surtout lorsqu'elles sont anormales (1), ne peut donner que des indications tout à fait insuffisantes et souvent trompeuses sur la valeur véritable des cotylédons. Cette idée s'imposait déjà après l'étude faite

(1) Il convient de rappeler que chez d'assez nombreuses espèces de Dicotylédones, la plantule présente normalement une constitution qui n'est réalisée qu'à titre accidentel chez les autres espèces de la même classe. Je me bornerai à rappeler à cet égard les exemples suivants : Certaines espèces de *Persoonia*, *Nuytsia* et *Loranthus* sont polycotyles (DUCHARTRE [93], VON MÜLLER [155], FLETCHER [97], HILL et DE FRANE [116]). Il en est de même, d'après THOMAS [174], de *Pittosporum crassifolium*. Ailleurs, les deux cotylédons sont profondément bifides (*Escholtzia californica*, *Ipomaea dasy-sperma*, *Schizopetalon Walkeri*; cf. LUBBOCK [145]). Les cotylédons sont trifides chez *Lepidium sativum* (LUBBOCK [145]), composés de quatre grands lobes chez *Pterocarya caucasica* (LUBBOCK [145]), de cinq lobes chez *Tilia vulgaris* (LUBBOCK [145], HOLDEN et CLARKE [125]), etc. La plantule de quelques espèces présente un seul cotylédon : *Ficaria ranunculoïdes* (HEGELMAIER [109], STERCKX [171], SCHMIDT [167], SARGANT [163], MOTTIER [154], HENSLOW [111], BUGNON [37], etc.), *Corydalis tuberosa* (IRMISCH [129], BISCHOFF [14]), *C. fabacea* (IRMISCH [129]), *Dicentra cucullaria* (IRMISCH [129]), *Carum Bulbocastanum* (IRMISCH [128]), *C. alpinum* (BERNHARDI [8]), *Erigenia bulbosa* (HOLM [126]), *Cyclamen persicum* (DARWIN [78], LUBBOCK [145], BERNHARDI [8], SARGANT [163]), *Pinguicula vulgaris* (BUCHENAU [25], DICKSON [91]), *P. grandiflora* (DICKSON [91]), *Abronia umbellata*, *A. arenaria*, *A. grandiflora* (DARWIN [78], KLEBS [136]), *Trapa natans* (BARNEOUD [2]). Ces cas de pseudo-monocotylie ont été diversement interprétés par les auteurs. Il existe enfin des espèces dont la plantule dicotylée présente un tube cotylédonaire bien marqué (*Anemone coronaria*, *Eranthis hiemalis*, *Delphinium nudicaule*, *Smyrniolum perfoliatum*, *S. rotundifolium*, *S. olusatrum*, etc.; cf. liste donnée par SARGANT [163]).

par CHAUVEAUD du Pin maritime [47] et les travaux de HILL et DE FRAINE sur les Gymnospermes et le genre *Persoonia* [115, 116]. Les observations plus récentes de COMPTON, HOLDEN, BEXON, etc. sur les anomalies des germinations chez diverses espèces de Dicotylédones [10, 11, 12, 73, 120, 121, 122, 125] l'ont pleinement confirmée.

Pour interpréter correctement la constitution d'une plantule, surtout si celle-ci s'éloigne du type spécifique normal, et déterminer la valeur des unités cotylédonaire, il est nécessaire de connaître le nombre et le comportement des unités conductrices dans la tigelle et la racine. HILL et DE FRAINE [115, 119] ont distingué, d'après l'anatomie de la plantule, trois types de membres cotylédonaire : des cotylédons entiers (*whole cotyledons*), des demi-cotylédons (*half-cotyledons*) et des cotylédons subsidiaires (*subsidiary cotyledons*). Ils donnaient de ces trois types les définitions suivantes : dans le premier (*whole cotyledons*), le faisceau vasculaire du cotylédon « donne naissance » à un pôle de la « structure racine » ; dans le deuxième (*half-cotyledons*), les faisceaux vasculaires de deux cotylédons adjacents « donnent origine » ensemble à un pôle de la structure racine ; dans le troisième (*subsidiary cotyledons*), la trace libéro-ligneuse du cotylédon ne participe pas au phénomène du *passage* entre la disposition superposée et la structure racine, mais se réunit simplement à un groupe cribro-vasculaire voisin.

Mes observations personnelles m'ont conduit à considérer cette distinction de trois catégories de cotylédons comme légitime. Malheureusement dans les définitions de ces trois types, basées essentiellement sur le comportement des traces conductrices cotylédonaire dans la région où la disposition superposée se substitue à la disposition alterne, HILL et DE FRAINE semblent considérer les premiers vaisseaux superposés qui se différencient dans le cotylédon ou la partie supérieure de la tigelle comme *plus primitifs* que les vaisseaux alternes de la « structure racine » et font dériver ceux-ci de ceux-là. Sur ce point ces définitions sont en contradiction avec nos connaissances les plus certaines sur le développement de l'appareil conducteur.

Les expressions : cotylédons entiers, demi-cotylédons et cotylédons subsidiaires méritent d'être adoptées, mais les définitions qu'en donnent HILL et DE FRAINE doivent être modifiées. En ce qui concerne les espèces de Dicotylédones présentant la disposition cruciforme, les feuilles cotylédonaire au plan médian desquelles correspond un convergent dans la partie hypocotylée, ont seules la valeur de cotylédons entiers ; les demi-cotylédons sont des membres cotylédonaire dont

la nervure médiane correspond seulement à un demi-convergent ; enfin dans les cotylédons subsidiaires la nervure médiane ne correspond dans la partie hypocotylée ni à une unité conductrice entière, ni à la moitié d'une unité conductrice et représente soit un convergent très accéléré dont la partie alterne a été complètement supprimée, soit seulement une portion d'aile superposée de convergent. Je n'ai jamais observé de cotylédons subsidiaires dans les plantules anormales de Dicotylédones, mais certains exemples décrits par HILL et DE FRAINE chez *Persoonia lanceolata* [116] et par BEXON chez le *Centranthus ruber* [10] justifient le maintien de cette catégorie.

Les germinations anormales qui vont être décrites dans la troisième partie de ce mémoire fourniront des exemples des divers types d'anomalies cotylédonaires et montreront comment on peut les relier les uns aux autres. J'envisagerai d'abord les espèces présentant normalement la structure cruciforme tétrarche, puis celles qui sont construites suivant le type diarche, conformément à l'ordre adopté dans la première partie.

CHAPITRE I

La polycotylie et la syncotylie chez *Ambrosia tenuifolia* Spreng.

Parmi les nombreuses germinations d'*Ambrosia tenuifolia* que j'ai examinées se trouvaient quinze individus anormaux se répartissant ainsi : sept plantules polycotylées et huit plantules dicotylées montrant divers degrés de syncotylie.



Fig. 146 à 152. — *Ambrosia tenuifolia* Spreng. — Plantules anormales a, b, c, d, e, f, g.

Par leur morphologie externe, ces germinations anormales, dont quelques-unes sont représentées dans les fig. 146 à 152, peuvent être rangées en une série allant de la tétracotylie à la disyncotylie complète. Il n'est pas sans intérêt de montrer comment se modifie dans ces plantules la structure cruciforme tétrarche habituellement réalisée dans cette espèce. Je décrirai seulement les exemples qui m'ont paru les plus intéressants à cet égard.

Plantule a (tétracotyle). — Cette plantule (fig. 146) possède quatre cotylédons de même forme et de développement égal. Deux d'entre eux

sont soudés par leur bord dans leur partie inférieure sur un cinquième environ de leur longueur (syncotylie légère) ; les deux autres sont complètement libres sauf sur une distance très faible à la base où ils sont soudés entre eux et aux précédents de manière à constituer avec ceux-ci un tube très court enveloppant l'épicotyle. A l'intérieur de ce dernier, commencent à peine à se différencier les traces cribro-vasculaires médianes des premières feuilles épicotylées disposées en un verticille trimère.

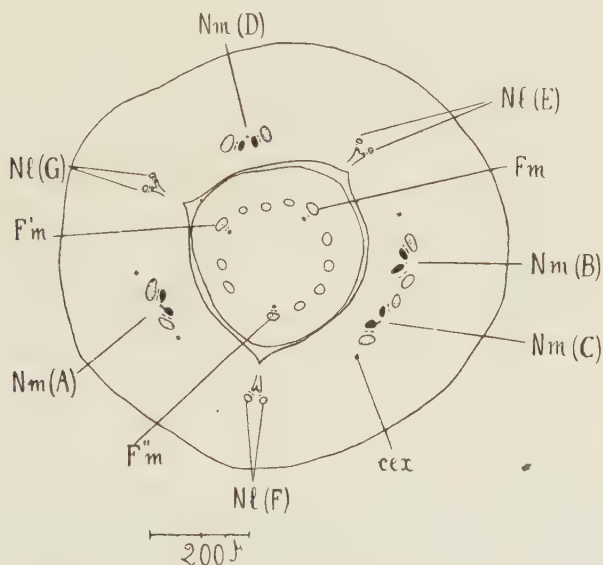


Fig. 153. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule *a* (tétracotyle). — Tube cotylédonaire et épicotyle ; Nm (A), Nm (B), Nm (C), Nm (D), nervures médianes cotylédonaire, formées par les convergents médians A, B, C et D ; Nl (E), Nl (F), Nl (G), nervures latérales cotylédonaire correspondant aux trois convergents intercotylédonaire accélérés E, F et G ; les annotations Fm, F'm, F''m doivent se lire fm, f'm et f''m (c'est par erreur qu'on a mis une F majuscule) et désignent les systèmes libéro-ligneux médians des trois premières feuilles épicotylées ; cex, canaux sécréteurs.

Dans une section transversale du tube cotylédonaire (fig. 153), chacun des quatre cotylédons présente exactement la même structure que ceux de la plantule normale au même niveau, avec cette différence toutefois que les deux cotylédons soudés plus longuement ne possèdent qu'une nervure latérale au lieu de deux. Les quatre convergents constituant les nervures médianes présentent dans le tube cotylédonaire un développement faiblement accéléré, comme les deux convergents médians de la plantule normale. Bien que la phase superposée soit déjà atteinte, ce caractère de faible accélération est encore nettement in-

diqué par la présence de vaisseaux alternes à l'état de vestiges dans les quatre plans médians et la séparation complète des deux fascicules criblés de chaque convergent. Les deux unités conductrices médianes correspondant aux deux cotylédons plus longuement soudés sont très rapprochées l'une de l'autre. A une faible distance au-dessus de la base cotylédonaire, les quatre convergents médians présentent un développement plus accéléré et sont formés exclusivement d'éléments superposés. Les nervures latérales offrent, comme toujours, la structure superposée sur toute leur longueur.

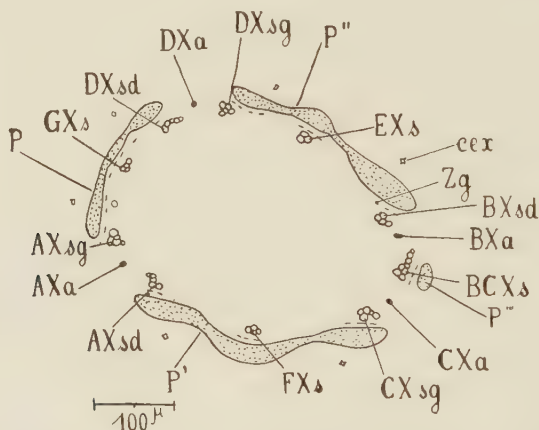


Fig. 154. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule a. — Sommet de la tige; *AXa*, *BXa*, *CXa*, *DXa*, xylème alterne des convergents médians A, B, C et D; *AXsd*, *AXsg*, *BXsd*, *BCXs*, *CXsg*, *DXsd*, *DXsg*, xylème superposé des mêmes convergents (pour simplifier, leur xylème intermédiaire n'a été désigné par aucune notation); *EXs*, *FXs* et *GXs*, groupes vasculaires superposés intercotylédonaires; *P*, *P'*, *P''*, *P'''*, groupes criblés; *cex*, canal sécréteur; *Zg*, cloisonnements secondaires.

Au sommet de la tige (fig. 154), les quatre convergents médians présentent sensiblement la même disposition que dans le tube cotylédonaire, mais ceux qui correspondent aux deux cotylédons syncotyles se confondent l'un avec l'autre par l'une de leurs ailes. Chacun d'eux offre la même structure et possède la même valeur que l'un ou l'autre des deux convergents médians de la plantule normale. Dans les espaces compris entre les convergents A et C, A et D, B et D, on observe encore trois groupes cribro-vasculaires intercotylédonaires se continuant supérieurement chacun dans deux des nervures latérales des cotylédons. Les trois fascicules criblés qui leur correspondent sont unis à ceux des convergents médians voisins par des éléments de phloème de différenciation plus récente. Ces trois groupes libéro-ligneux doivent être homologués aux systèmes cribro-vasculaires intercotylédonaires exis-

tant au même niveau dans la germination dicotylée : situés comme ces derniers dans les plans de séparation des cotylédons, ils montrent la même structure et offrent supérieurement les mêmes connexions. Ils représentent trois convergents intercotylédonaire très accélérés : sur toute leur longueur leur développement débute par la phase superposée. Vers le bas, ils se juxtaposent aux convergents médians voisins et se confondent avec ces derniers.

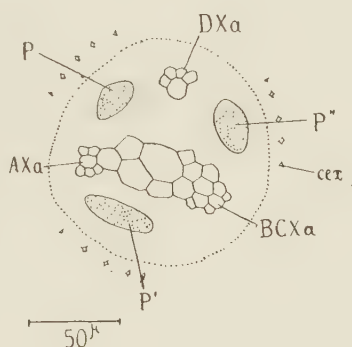
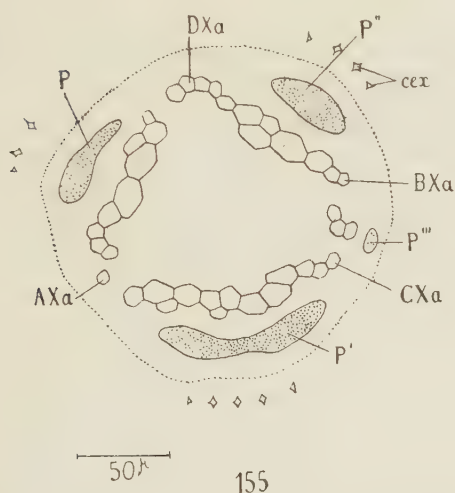


Fig. 155 et 156. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule *a*. — Fig. 155: base de la tigelle; *AXa*, *BXa*, *CXa*, *DXa*, premiers éléments vasculaires des convergents A, B, C et D (leur position indique qu'ils appartiennent à la fin de la phase alterne) ; *cex*, canaux sécréteurs endodermiques. — Fig. 156: radicule.

A la limite de la tige hypocotylée et de la racine (fig. 155), l'appareil conducteur comprend seulement quatre convergents médians dont le développement est parvenu à la phase superposée. Ils sont unis par leur phloème qui constitue quatre groupes très inégaux (P, P', P'', P''') et par leurs éléments vasculaires les plus récents qui forment aussi quatre bandes très inégales entre les xylèmes alternes médians. Le groupe criblé P', situé entre les groupes vasculaires *AXa* et *CXa*, est beaucoup plus étalé tangentiellement que les trois autres ; le groupe P'', interposé entre les xylèmes *BXa* et *CXa* qui correspondent aux deux cotylédons assez longuement soudés, est très réduit et les vaisseaux superposés qui l'accompagnent sont en très petit nombre.

Dans la racine, cette disposition tétrarche dissymétrique se maintient sur une faible distance. Plus bas, le groupe criblé P'' disparaît

ainsi que les vaisseaux qui lui sont superposés, et les deux xylèmes alternes voisins BXa et CXa se fondent en un seul. Au-dessous de la région où se produisent ces modifications, l'appareil conducteur est formé de trois groupes criblés à peu près également développés (fig. 156) et de trois groupes vasculaires alternes disposés aux sommets d'un triangle équilatéral : deux de ces derniers (AXa et BCXa) sont en contact vers le centre par leurs éléments les plus récents. La disposition triarche régulière ainsi réalisée se maintient jusqu'au sommet de la racine.

En résumé, cette plantule est formée de quatre phyllorhizes complètement fusionnées par leurs caules et leurs rhizes. Les feuilles qui leur correspondent (cotylédons), brièvement unies en tube à la base, se montrent complètement libres au-dessus, excepté deux d'entre elles, qui sont soudées un peu plus longuement par l'un de leurs bords. Chaque phyllorhize présente dans le plan médian un convergent à développement faiblement accéléré. Ces quatre unités conductrices médianes, distinctes au sommet de la tigelle, se fusionnent plus bas par leur phloème et la portion récente de leur xylème : deux d'entre elles, qui correspondent aux deux cotylédons soudés plus longuement se confondent en une seule dans la racine. La présence d'un convergent dans le plan médian de chacun des quatre cotylédons permet de considérer ceux-ci comme des cotylédons entiers comparables par leur structure à ceux de la plantule normale. Il existe en outre, dans la partie supérieure de la tige hypocotylée, trois groupes libéro-ligneux correspondant aux nervures latérales des cotylédons : ils doivent être homologués aux systèmes conducteurs intercotylédonaires de la plantule dicotylée et représentent autant de convergents très accélérés, complètement dépourvus de xylème alterne. Enfin, les deux cotylédons soudés plus longuement que les autres sont privés de nervures latérales du côté de la ligne de suture et le convergent correspondant typiquement à ces nervures est également supprimé.

Plantule b (tricotylie). -- Cette germination (fig. 147) possède trois cotylédons également développés et de même forme parcourus sur toute leur longueur par trois nervures principales ramifiées : une médiane et deux latérales. Comme ceux de la plantule normale, ces cotylédons sont complètement séparés sauf sur une très faible longueur à la base où ils sont unis par leurs deux bords en un tube très court enveloppant l'épicotyle et les ébauches des premières feuilles épicotylées. Celles-ci sont au nombre de trois et alternent avec les cotylédons.

Dans le tube cotylédonaire (fig. 157), le développement des trois convergents A, B et C constituant les nervures médianes est parvenu à la phase superposée et dans chacun d'eux les cloisons secondaires sont déjà bien apparentes. L'accélération basifuge est toutefois relativement faible à ce niveau comme pour les deux unités conductrices

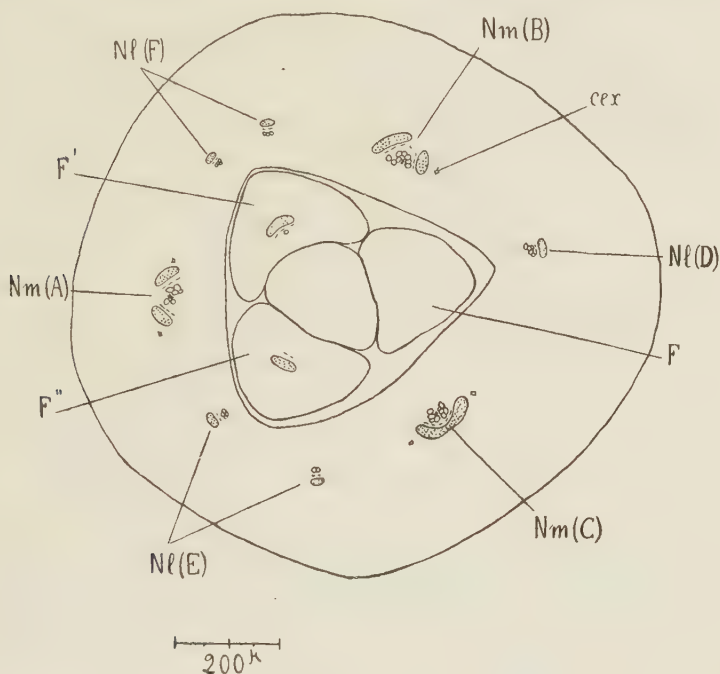


Fig. 157. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule *b* (tricotyle). — Base cotylédonaire et premières feuilles épicotylées; Nm (A), Nm (B), Nm (C), nervures médianes cotylédonaire formées par les convergents médians A, B et C; Nm (D), Nm (E), Nm (F), nervures latérales cotylédonaire correspondant à trois convergents intercotylédonaire accélérés; F, F', F'', premières feuilles épicotylées; ce, canal sécréteur.

médianes de la plantule dicotylée. Dans les convergents A et B, les deux fascicules criblés sont complètement séparés par des cellules de conjonctif; dans le convergent C, ils sont unis par des éléments de phloème de différenciation récente. Bien que le développement des trois groupes vasculaires soit déjà très avancé, on peut reconnaître dans chacun d'eux des vestiges de vaisseaux alternes ou intermédiaires encore incomplètement résorbés.

Les groupes cribro-vasculaires représentant les nervures latérales situées à gauche du convergent B et à droite du convergent C sont confondus en un seul situé dans le plan intercotylédonaire correspondant; les autres nervures latérales sont distinctes. Les feuilles

épicotylées se trouvent encore à l'état d'ébauches méristématiques ; dans l'une, cependant, a commencé la différenciation du groupe cribro-vasculaire médian. Elles circonscrivent un massif initial subtriangulaire. Les plans de symétrie de ces trois feuilles épicotylées coïncident avec les plans intercotylédonaire.

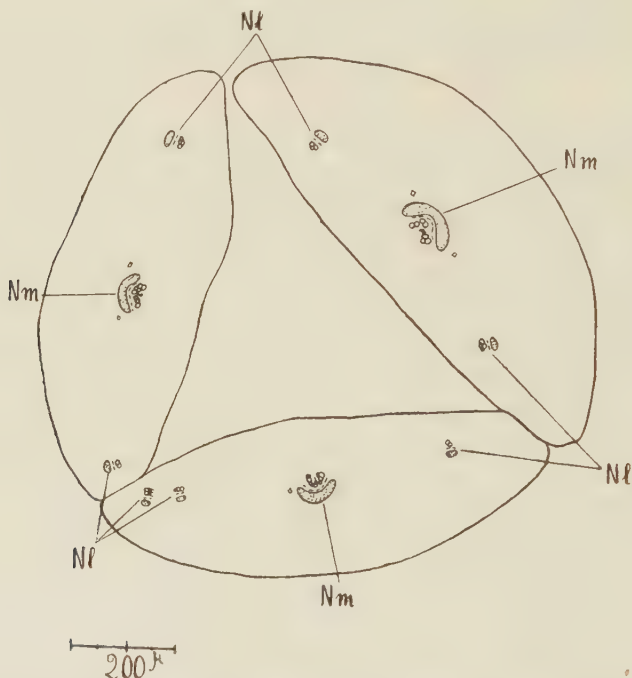


Fig. 158. — *Ambrosia tenuifolia* (plantule b). — Région inférieure des cotylédons; Nm. nervures médianes; Nl. nervures latérales.

Au niveau où les cotylédons se séparent (fig. 158), les trois convergents médians, plus fortement accélérés, paraissent formés exclusivement d'éléments superposés.

Au sommet de la tige hypocotylée (fig. 159), le développement des trois convergents médians est légèrement moins accéléré que dans le tube cotylédonaire : dans chacun d'eux, les fascicules criblés sont largement séparés, le xylème alterne commence seulement à se résorber et les vaisseaux superposés sont moins nombreux. On observe en outre trois systèmes cribro-vasculaires intercotylédonaire qui se continuent chacun vers le haut dans deux nervures latérales appartenant à deux cotylédons voisins : par leur situation, leur structure et leurs connexions supérieures, ils sont exactement comparables aux

deux groupes libéro-ligneux intercotylédonaire de la plantule dicotylée et doivent être considérés, au même titre que ces derniers, comme représentant trois convergents intercotylédonaire à développement très accéléré.

Les xylèmes alternes des trois unités conductrices médianes sont disposés aux sommets d'un triangle équilatéral ; il en est de même des trois groupes libéro-ligneux intercotylédonaire. Les six angles déterminés au centre de la section par les plans médians et intercotylédonaire sont sensiblement égaux. Chacun des six espaces ainsi délimités présente une structure semblable à celle des quatre secteurs

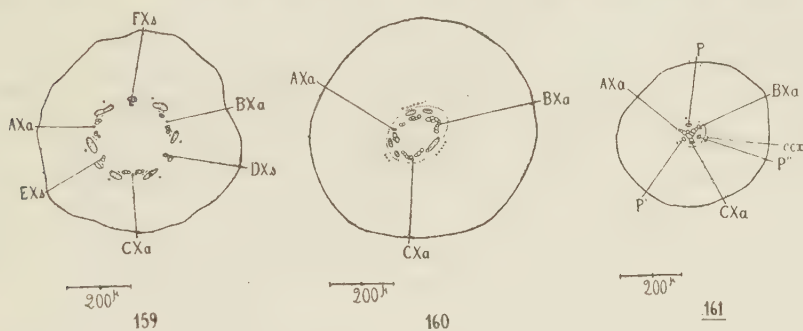


Fig. 159 à 161. — *Ambrosia tenuifolia* (plantule b). — Fig. 159: sommet de la tige hypocotylée; *AXa*, *BXa*, *CXa*. vaisseaux alternes des convergents médians; *DXs*, *EXs*, *FXs*. xylème des trois groupes libéro-ligneux intercotylédonaire représentant trois convergents à développement très accéléré. — Fig. 160: base de la tige hypocotylée. — Fig. 161: région moyenne de la racine; *P*, *P'*, *P''*. groupes criblés; *ccx*. canaux sécréteurs endodermiques.

plus vastes déterminés dans la plantule dicotylée par le croisement à angle droit du plan médian et du plan de séparation des cotylédons.

Le cylindre central se rétrécit progressivement à mesure que l'on descend le long de la tigelle ; les systèmes conducteurs intercotylédonaire, qui présentent la disposition superposée sur toute leur longueur, se confondent vers le bas avec les portions latérales des convergents médians voisins.

A la base de la tige hypocotylée (fig. 160), la coupe transversale montre cinq arcs de phloème disposés entre les trois xylèmes alternes médians. L'un de ces arcs criblés, plus développé tangentiellement que les autres, est compris entre les groupes vasculaires *BXa* et *CXa* : deux autres sont placés côte à côte entre *AXa* et *CXa*, deux autres enfin entre *AXa* et *BXa*. En face de chacun d'eux se trouvent des vaisseaux superposés qui paraissent tous appartenir aux ailes des convergents médians.

Dans la région moyenne de la racine (fig. 161), ces trois convergents médians sont complètement unis par le phloème et les trois groupes vasculaires qui leur correspondent, formés uniquement de vaisseaux alternes, sont également unis au centre par leurs éléments les plus récents. La structure triarche très régulière, ainsi réalisée persiste jusqu'au sommet de la racine.

En résumé, cette germination est formée de trois phyllorhizes égales, simultanées et présentant chacune la même constitution fondamentale que l'une ou l'autre des deux phyllorhizes de la plantule dicotylée. Elles sont à peu près complètement libres par leurs feuilles et soudées entièrement par leurs caules et leurs rhizes. Chacune d'elles est munie d'un système conducteur médian s'étendant du sommet de la rhize au sommet de la phylle et présentant une faible accélération basifuge. Il existe en outre dans la partie supérieure des caules trois autres systèmes conducteurs disposés selon les plans d'union des phyllorhizes ; ces derniers — dont le développement, beaucoup plus accéléré que celui des unités conductrices médianes, débute par la phase superposée — se continuent supérieurement chacun par deux fascicules cribro-vasculaires qui constituent les nervures latérales des cotylédons.

Plantule c. — Cette germination (fig. 148) possède deux cotylédons de forme et de dimensions très différentes, soudés inférieurement par leurs bords en un tube très court. L'un est simple et de taille normale, et sa structure montre qu'il a la valeur d'un cotylédon entier : près de sa base, l'appareil conducteur qui lui correspond est formé en effet d'un convergent médian faiblement accéléré et de deux nervures latérales à structure superposée. L'autre cotylédon est près de deux fois plus large et se montre divisé vers son sommet en deux lobes égaux séparés par une échancrure médiane. Sa structure indique qu'il est formé de deux cotylédons entiers soudés par un bord sur presque toute leur longueur : dans le plan médian de chaque lobe, se trouve un convergent qui, par sa situation et l'accélération relativement faible de son développement, peut être assimilé à l'une ou l'autre des deux unités conductrices médianes de la plantule dicotylée. A la base de ce membre cotylédonaire complexe, ces deux convergents sont juxtaposés et la double nervure médiane ainsi constituée est accompagnée de deux nervures latérales.

On doit considérer cette plantule comme une tricotyle dont la constitution fondamentale est masquée par la soudure presque complète de deux cotylédons. Les feuilles des trois phyllorhizes dont elle

est formée, se séparent à des niveaux différents : l'une est à peu près entièrement libre, les deux autres sont syncotyles sur presque toute leur longueur. Les trois convergents à développement faiblement accéléré représentent chacun l'unité conductrice médiane d'une phyllo-rhize. Cet appareil cribro-vasculaire est complété par les systèmes conducteurs correspondant aux nervures latérales cotylédonaire. La valeur attribuée aux cotylédons est confirmée par la structure de la tigelle et de la racine.

Plantule d (trisyntyle). — Cette plantule (fig. 149) présente un seul cotylédon très large dont la partie supérieure est divisée par deux échancrures légères en trois lobes égaux et peu prononcés ; les deux bords sont soudés sur une faible distance dans la partie inférieure qui est ainsi repliée en un tube court enveloppant l'épicotyle et les ébauches des premières feuilles épicotylées. A chaque lobe cotylédonaire correspond une puissante nervure médiane.

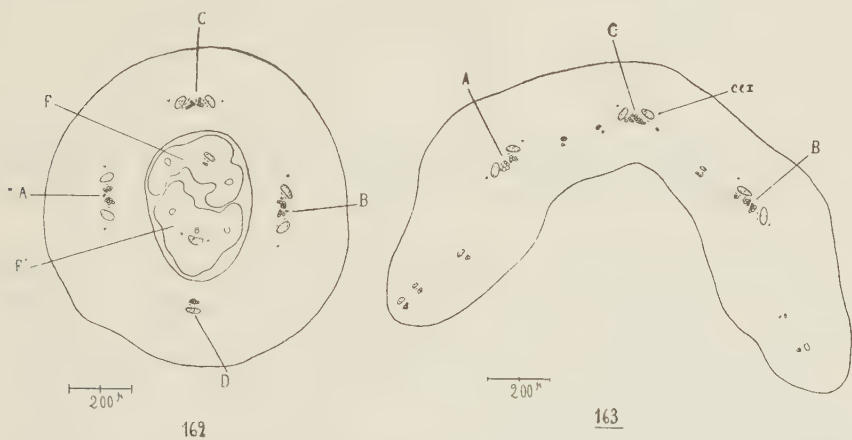


Fig. 162 et 163. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule d (trisyntyle). — Fig. 162 : coupe transversale près de la base du cotylédon ; A, B, C. convergents à développement faiblement accéléré (convergenets médians) ; D. convergent présentant une accélération plus grande (convergent intercotylédonaire) ; F, F'. premières feuilles épicotylées. — Fig. 163 : région inférieure du cotylédon.

Une coupe transversale faite près de la base du cotylédon (fig. 162) dans la région où celui-ci est replié en tube, montre trois convergents dont le développement, parvenu à la phase superposée, présente une faible accélération. Chacun d'eux offre une structure identique à celle des deux convergents médians d'une plantule dicotylée de même âge considérée au même niveau. On observe en outre dans le plan de suture des bords du cotylédon un groupe cribro-vasculaire superposé

se continuant plus haut dans une nervure latérale : il possède la même valeur que les convergents intercotylédonaire de la plantule normale. L'existence de trois unités conductrices faiblement accélérées dans les plans médians des trois lobes permet de considérer le cotylédon en apparence simple de cette plantule comme formé en réalité de trois cotylédons entiers soudés latéralement.

Le tube cotylédonaire enveloppe deux feuilles épicotylées encore très réduites présentant chacune un groupe cribro-vasculaire médian dont la différenciation commence et deux fascicules latéraux à l'état de cordon procambial.

A une faible distance au-dessus du niveau où les bords du cotylédon se libèrent (fig. 163), les trois convergents médians présentent sensiblement la même structure que dans la région qui vient d'être décrite. On reconnaît encore dans chacun d'eux des vestiges de xylème alterne. Entre ces trois unités conductrices sont disposés plusieurs fascicules libéro-ligneux qui se raccordent inférieurement aux ailes de ces dernières. Il existe également plusieurs fascicules libéro-ligneux marginaux dont certains continuent directement le système conducteur intercotylédonaire existant plus bas dans le plan de soudure des deux bords.

Dans la région moyenne du cotylédon, les trois convergents médians, beaucoup plus accélérés, sont formés exclusivement d'éléments superposés.

Les coupes transversales de la partie supérieure de la tigelle montrent trois convergents médians et un système conducteur intercotylédonaire très accéléré présentant la même situation relative que dans le tube cotylédonaire mais beaucoup plus rapprochés les uns des autres. Deux fascicules criblés voisins, appartenant respectivement aux convergents médians A et C, et deux autres appartenant aux convergents B et C sont soudés par leurs bords ; les autres sont distincts (fig. 164). Les xylèmes alternes AXa, BXa et CXa commencent seulement à se résorber ; les vaisseaux nettement superposés sont peu nombreux dans chaque convergent médian et le xylème du groupe libéro-ligneux intercotylédonaire est réduit à cinq vaisseaux.

A la base de la tige hypocotylée (fig. 165), le cylindre central présente quatre groupes criblés inégaux alternant avec un nombre égal de groupes xylémiques primitifs ; ceux-ci sont réunis entre eux par quatre bandes vasculaires formées à la fois d'éléments intermédiaires et superposés. Les quatre xylèmes alternes appartiennent respectivement aux trois convergents médians A, B et C et au convergent inter-

cotylédonaire D. Ces quatre unités conductrices présentent donc à ce niveau une accélération également faible et leur structure est sensiblement la même ; elles sont complètement unies les unes aux autres par le phloème et la partie la plus récente du xylème. Les deux groupes criblés, situés respectivement dans les espaces compris entre le groupe vasculaire alterne intercotylédonaire et les deux xylèmes médians voisins, sont plus réduits que les deux autres.

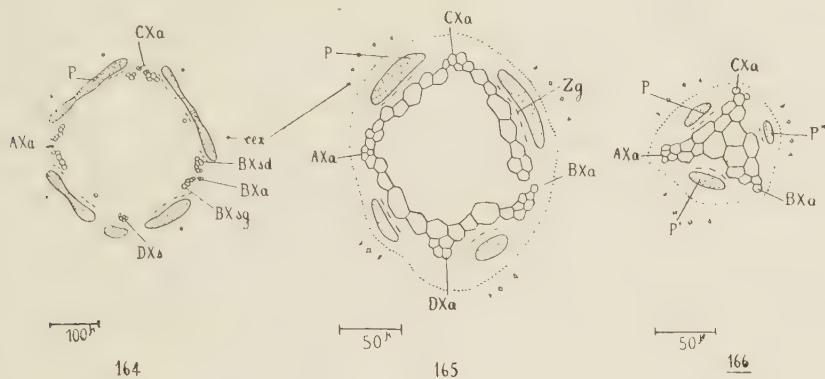


Fig. 164, 165 et 166. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule d. — Partie supérieure (fig. 164), base (fig. 165) de la tige hypocotylée, et racine (fig. 166) ; *AXa*, *BXa*, *CXa*, xylème alterne des trois convergents A, B, C (convergents médians) ; *DXs* et *DXa*, xylème superposé et xylème alterne du convergent D ; *BXsd*, *BXsg*, xylèmes superposés droit et gauche du convergent B ; *P*, *P'*, *P''*, groupes criblés ; *cer*, canaux sécréteurs ; *Zg*, cloisons secondaires.

Dans la racine, cette structure tétrarche légèrement dissymétrique fait place à une disposition triarche : le groupe vasculaire alterne *DXa* disparaît par accélération et les deux groupes de phloème adjacents s'unissent dans le plan intercotylédonaire. L'appareil conducteur est alors réduit à trois convergents confondus par leurs phloèmes et dont les xylèmes alternes, réunis au centre de la racine par leurs éléments les plus récents, forment une étoile à trois branches (fig. 166). Cette disposition se maintient jusque dans la région de croissance de la racine.

La morphologie externe et la structure de cette plantule permettent de la considérer comme une trisyncotyle formée de trois phyllorhizes équivalentes soudées depuis l'extrémité rhizaire jusqu'au voisinage du sommet cotylédonaire. Dans le plan médian de chaque phyllorhize existe comme toujours une unité conductrice dont le développement est faiblement accéléré ; dans le plan longitudinal passant par le centre de la tigelle et la ligne de soudure des bords du cotylédon, se trouve une autre unité conductrice sensiblement plus accélérée à partir de la

région supérieure de la tigelle et correspondant à l'un des convergents intercotylédonaire de la plantule dicotylée.

Plantules e et f (dicotyles partiellement syncotylées). — Ces deux germinations (fig. 150 et 151) diffèrent de la plantule normale principalement par la soudure, sur une longueur plus ou moins grande, des deux cotylédons. Ce sont des disyncotyles constituées chacune de deux phyllorhizes munies dans leur plan médian d'un convergent à développement faiblement accéléré. Les deux feuilles correspondant à ces deux phyllorhizes (cotylédons) sont soudées bords à bords en tube dans leur région basilaire ; plus haut, la soudure est unilatérale et s'étend sur un tiers environ de la longueur totale dans la plantule *e*, sur deux tiers dans la plantule *f*. La tige hypocotylée de la germination *e* présente, dans le plan d'union des deux phyllorhizes, deux convergents intercotylédonaire plus fortement accélérés que les médians ; dans la plantule *f* un seul de ces convergents intercotylédonaire est représenté et il est situé du côté où les bords cotylédonaire sont soudés seulement près de la base.

Plantule g (disyncotyle complète). — Par sa morphologie externe (fig. 152) cette plantule a l'apparence d'une monocotyle. Elle possède, en effet, un seul membre cotylédonaire entier, mais celui-ci est replié longitudinalement en gouttière et diffère en outre d'un cotylédon normal par sa largeur beaucoup plus grande. La structure montre que cette germination est en réalité une dicotyle dont les cotylédons sont entièrement soudés par un bord.

Une coupe transversale faite dans la région inférieure du cotylédon (fig. 167) montre deux convergents faiblement accélérés ayant même structure et même valeur que les deux convergents médians de la plantule normale. Ils sont disposés au contact l'un de l'autre, l'un à droite, l'autre à gauche du plan de symétrie et constituent ensemble une nervure médiane puissante et de nature double. Près de chaque bord du cotylédon existe une nervure latérale et l'on observe en outre, d'un côté, une faible nervure marginale. La concavité que dessine la face supérieure du cotylédon renferme l'ébauche d'une première feuille épicotylée elle-même repliée longitudinalement en gouttière. Celle-ci paraît également de nature double. Elle possède en effet deux groupes libéro-ligneux en cours de différenciation à peu près également développés, situés de part et d'autre du plan médian et paraissant représenter les nervures médianes de deux feuilles qui seraient soudées longitudinalement sur un bord. Les nervures latérales

sont encore à l'état de cordon procambial. Cette ébauche foliaire enveloppe presque complètement le massif méristématique terminal.

La structure du cotylédon est sensiblement la même au niveau de la fig. 168, c'est-à-dire au voisinage immédiat de sa base, mais la nervure marginale existant d'un côté dans la coupe précédente est com-

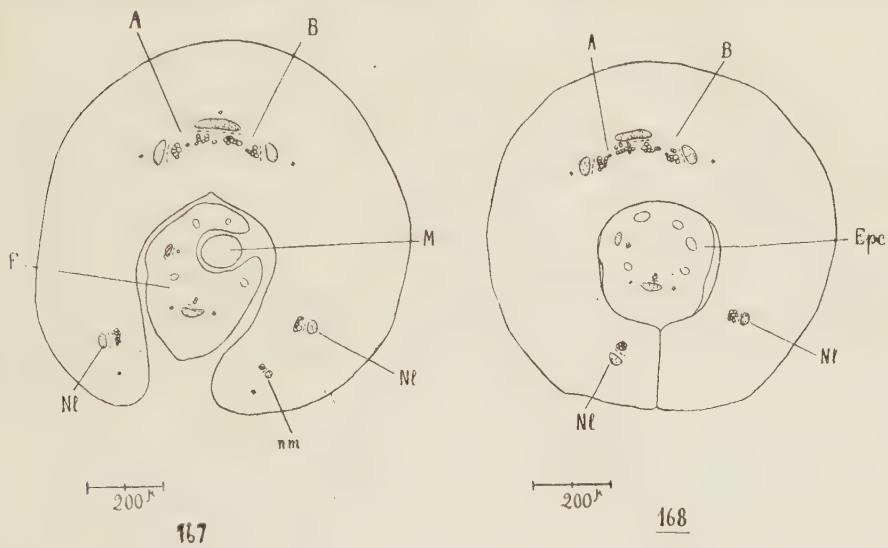


Fig. 167. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule *g* (disyncotyle). — Région inférieure (fig. 167) et base (fig. 168) du cotylédon; *A* et *B*, convergents médians juxtaposés à développement faiblement accéléré; *Nl*, nervures latérales; *nm*, nervure marginale; *Epc*, tige épicotylée; *F*, première feuille épicotylée; *M*, massif méristématique terminal.

plètement confondue avec la nervure latérale voisine. Dans l'épicotyle commencent à apparaître deux groupes libéro-ligneux qui correspondent aux deux nervures principales de la première feuille épicotylée double, et plusieurs cordons procambiaux.

Au sommet de la tige hypocotylée (fig. 169), les deux convergents médians juxtaposés offrent la même structure que dans la région inférieure du cotylédon. Les deux groupes libéro-ligneux correspondant aux nervures latérales sont complètement séparés. Entre ces derniers et les convergents médians commencent à se différencier plusieurs arcs de phloème qui se continuent supérieurement dans les groupes libéro-ligneux et les cordons procambiaux de l'épicotyle; en face de l'un de ces arcs criblés récents apparaissent déjà deux vaisseaux superposés qui constituent la trace vasculaire de l'une des nervures de la première feuille épicotylée.

A une faible distance au-dessous du sommet de la tigelle (fig. 170), les deux traces latérales cotylédonaire sont confondues en un seul groupe cribro-vasculaire. Celui-ci représente un convergent intercotylédonaire dont le développement débute à ce niveau par la phase superposée.

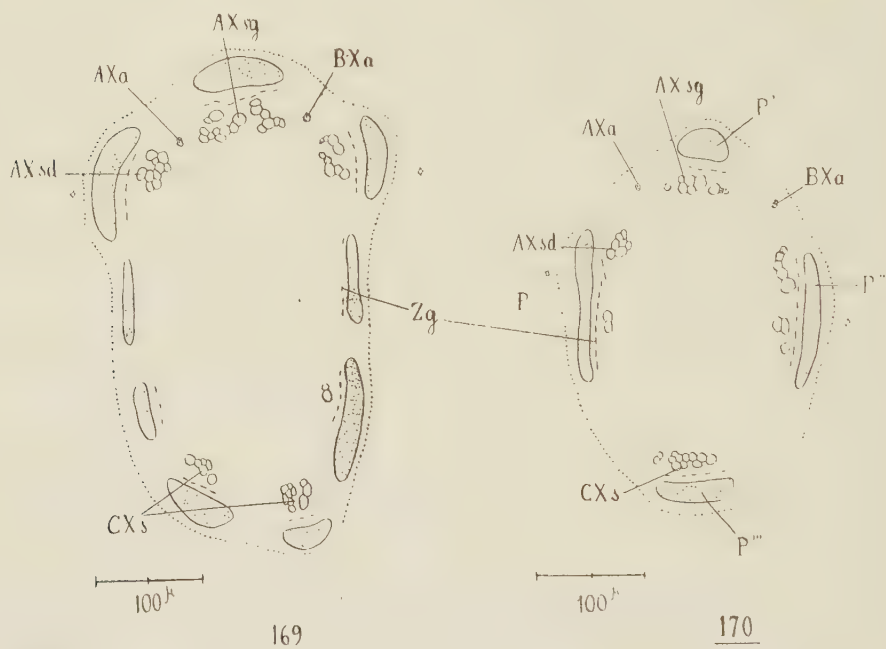


Fig. 169 et 170. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule *g*. — Sommet (fig. 169) de la tige hypocotylée et la même à une faible distance (fig. 170) de ce sommet; *AXa*, *BXa*, xylème alterne des convergents médians; *AXsd*, *AXsg*, xylème superposé droit et gauche du convergent A, *CXs*, xylème superposé correspondant aux nervures latérales cotylédonaire (convergent C); *P*, *P'*, *P''*, *P'''*, groupes criblés; *Zg*, cloisons secondaires; en pointillé la limite du cylindre central.

A la base de la tigelle (fig. 171), les deux convergents médians A et B et le convergent intercotylédonaire C, parvenus à la phase superposée, présentent une accélération égale. Ils possèdent chacun un ou deux vaisseaux alternes en voie de résorption. Mais le convergent C est beaucoup plus réduit que les deux autres aussi bien dans le phloème, consistant en un seul fascicule, que dans la partie récente du xylème qui constitue une seule aile située à droite des vaisseaux les plus primitifs.

Dans la région basilaire de la racine (fig. 172), les trois convergents sont unis par le phloème et la partie superposée du xylème.

Cette structure triarche est nettement dissymétrique par suite d'une inégalité très marquée des arcs criblés.

Un peu plus bas (fig. 173), la triarchie est plus régulière : les groupes de phloème, de taille semblable, sont à peu près à égale distance et les trois systèmes vasculaires se touchent au milieu du cylindre central.

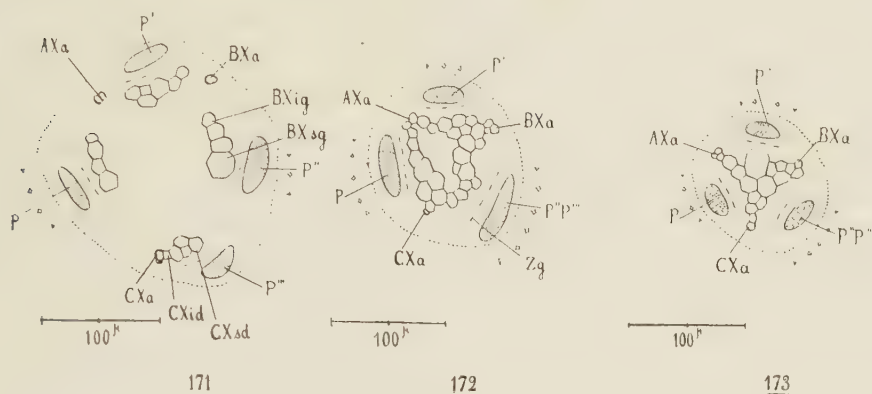


Fig. 171 à 173. — *Ambrosia tenuifolia*, plantule *g.* — Base de la tige hypocotylée (fig. 171), région basilaire de la racine (fig. 172) et racine à un niveau plus éloigné de la base (fig. 173) ; CXa, CXid, CXsd. xylème alterne, intermédiaire et superposé du convergent C.

En résumé cette plantule est une disyncotyle formée de deux phyllorenches intimement unies de l'extrémité radiculaire au sommet cotylédonaire. Elle possède deux convergents faiblement accélérés qui représentent les convergents médians de la plantule normale et constituent par leur juxtaposition dans le limbe cotylédonaire une double nervure médiane ; le cotylédon présente en outre deux nervures latérales auxquelles correspond dans la tige hypocotylée et la racine un convergent intercotylédonaire à développement plus fortement accéléré.

CHAPITRE II

Tendance à la monocotylie dans une plantule d'*Impatiens Balsamina* L.

Les plantules anormales paraissent assez fréquentes chez certains *Impatiens*, notamment *I. noli-tangere* L. (cf. KRAUSE [137]) et *I. Roylei* Walp. (cf. BRUNOTTE [24], HOLDEN [121 et 122] et VUILLEMIN [192]). J'ai recueilli dans des semis d'*I. Balsamina* L. plusieurs germinations tricotyles et une syncotyle. Je me bornerai à décrire cette dernière dont la morphologie externe est indiquée par la fig. 174.

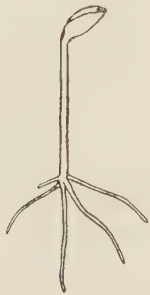
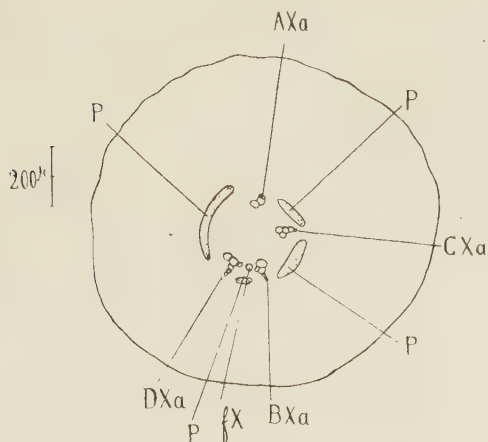


Fig. 174. — *Impatiens Balsamina* L. — Plantule anormale décrite

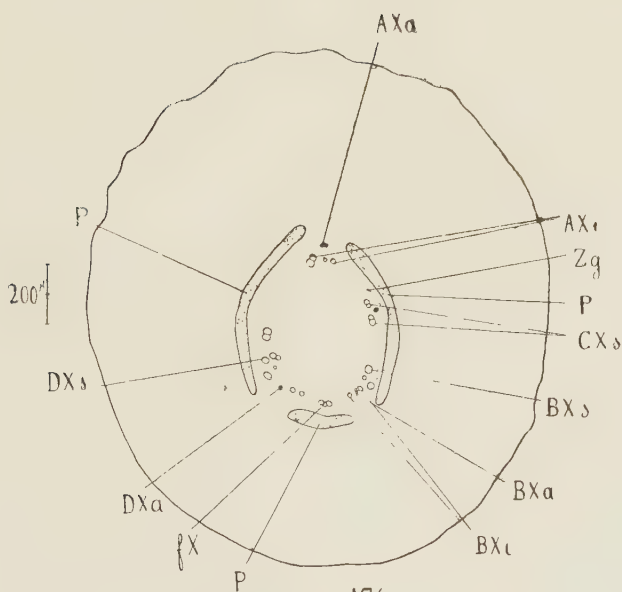
Cette plantule possédait un cotylédon beaucoup plus large que ceux de la germination normale et plié longitudinalement en son milieu. A la limite de la tige et de la racine existait, comme dans la germination normale, un verticille de quatre radicelles (fig. 174).

Dans une coupe transversale de la partie inférieure de la tige hypocotylée (fig. 175), le cylindre central présente quatre bandes de phloème très inégales (P) entre lesquelles sont disposés quatre groupes vasculaires (AXa, BXa, CXa, DXa) formés encore uniquement de vaisseaux alternes et intermédiaires. Il y a donc quatre convergents comme dans la plantule normale, mais leur disposition est différente. Le plan médian du cotylédon passe par un seul des xylèmes alternes (AXa). Dans la situation diamétralement opposée à celui-ci se trouve l'une des quatre bandes de phloème en face de laquelle est différencié un vaisseau superposé (FX). Par le nombre et le degré d'accélération des convergents, la structure rappelle celle de la plantule dicotylée, mais les xylèmes alternes sont disposés asymétriquement au sommet d'un quadrilatère irrégulier au lieu d'être situés dans deux plans perpendiculaires.

Dans la région basilaire de la racine, cette structure tétrarche dissymétrique devient plus régulière et les quatre radicelles verticillées sont disposées en croix comme dans la germination normale.



175



176

Fig. 175 et 176. — *Impatiens Balsamina*, plantule anormale. — Parties inférieure (fig. 175) et supérieure (fig. 176) de la tige hypocotylée; *AXa*. xylème alterne du convergent médian A; *BXa*, *CXa*, *DXa*. xylème alterne des convergents B, C et D; *fX*. vaisseau superposé se continuant supérieurement dans le système conducteur de la première feuille épicotylée; *AXi*, *BXi*. xylème intermédiaire des convergents A et B; *BXs*, *CXs*, *DXs*. xylème superposé des convergents B, C et D; *Zg*. cloisons secondaires; *P*. phloème.

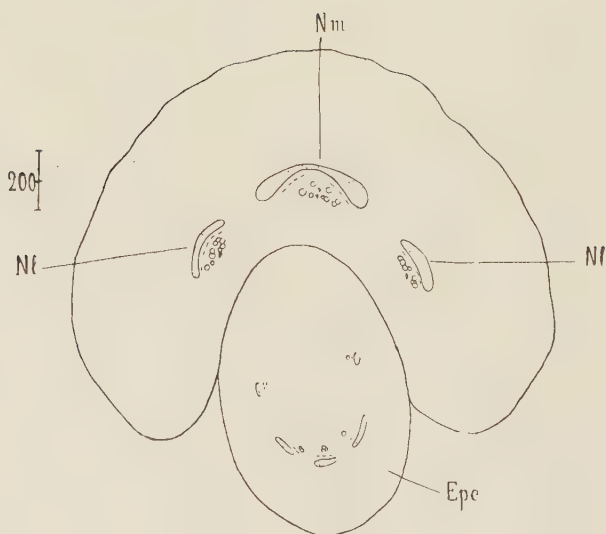
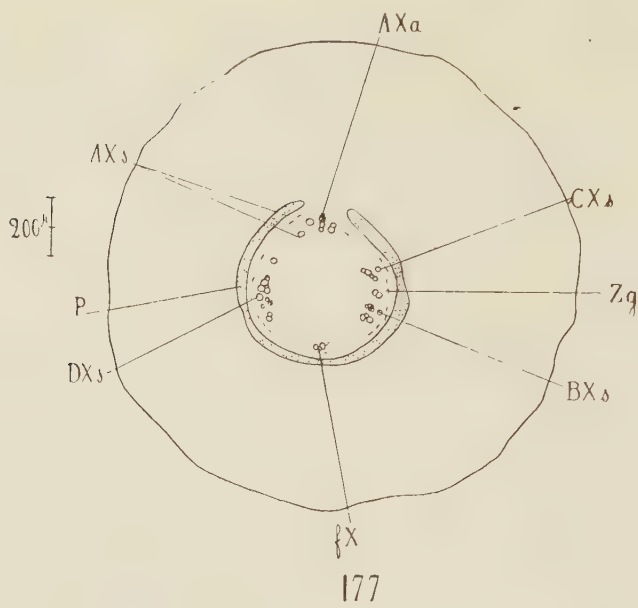


Fig. 177 et 178. — *Impatiens Balsamina*, plantule anormale. — Fig. 177: sommet de la tige hypocotylée: *AXs*, vaisseaux superposés du convergent A. — Fig. 178: base cotylédonaire et tige épicotylée: *Nm*, nervure médiane; *Nl*, nervures latérales; *Epc*, tige épicotylée.

Dans la partie supérieure de la tigelle (fig. 176), les quatre convergents présentent une structure beaucoup plus évoluée. Grâce à la différenciation d'éléments criblés superposés en dehors des éléments vasculaires du convergent C, les deux groupes criblés voisins de ceux-ci sont unis en une seule bande de phloème très étalée tangentiellement. Le xylème des quatre convergents est formé principalement d'éléments superposés, les vaisseaux alternes et intermédiaires, étant peu nombreux et partiellement détruits. Dans la situation opposée diamétralement au xylème alterne du convergent A, existe un petit groupe de vaisseaux superposés *fx* qui se continue supérieurement le long de l'épicotyle et dans le système conducteur de la première feuille épicotylée.

Au sommet de la tigelle (fig. 177), le phloème forme un cercle presque complet, interrompu seulement en face des éléments xylémiques les plus primitifs du convergent A. Celui-ci présente encore en effet un très petit nombre de vaisseaux alternes ou intermédiaires en voie de résorption. Les groupes de xylème correspondant aux trois autres convergents sont formés exclusivement de vaisseaux superposés.

A la base cotylédonaire (fig. 178), on observe, comme dans chaque cotylédon de la plantule normale, une nervure médiane constituée par le convergent A et deux nervures latérales. Ces dernières sont formées entièrement d'éléments conducteurs superposés, mais, si l'on tient compte de leurs connexions inférieures, elles paraissent correspondre l'une au convergent D, l'autre à la fois aux convergents B et C.

La disposition superposée est également établie dans la nervure médiane ; toutefois son arc de phloème est très mince dans sa partie moyenne de différenciation probablement récente et on observe en face de celle-ci des débris de vaisseaux paraissant correspondre à la phase alterne ou au stade intermédiaire.

L'épicotyle (fig. 178) renferme plusieurs groupes libéro-ligneux en voie de différenciation qui se continuent supérieurement dans les nervures des feuilles épicotylées. Celles-ci, de développement inégal, sont au nombre de trois et s'insèrent à des niveaux très rapprochés.

La constitution primitive de cette plantule est difficile à déterminer avec certitude à cause de l'état déjà assez avancé de son développement. Les quatre groupes vasculaires alternes présents dans la tigelle rappellent, malgré leur distribution irrégulière, l'organisation de la germination dicotylée.

Il en est de même du verticille très régulier de quatre radicules existant à la base de la racine principale. Toutefois, la présence dans

le cotylédon unique d'une nervure médiane *simple* à laquelle correspond un convergent faiblement accéléré indique une tendance très marquée à la monocotylie. Je crois interpréter d'une façon satisfaisante la constitution de cette plantule en disant qu'il s'agit d'une monocotylie imparfaite, dont l'organisation est compliquée par la persistance de certains traits de structure caractéristiques de la plantule dicotylée.

CHAPITRE III

Polycotylie et schizocotylie chez *Dimorphotheca pluvialis* Moench

L'existence assez fréquente de plantules schizocotyles ou tricotyles chez cette espèce a déjà été signalée par DUCHARTRE [93] et LEE [138]. Ce dernier auteur a, de plus, décrit la structure d'une plantule tricotyle. J'ai recueilli moi-même dans les semis de Souci pluvial de nombreuses germinations anormales ; je décrirai seulement les types d'anomalies les plus intéressants.

Plantule a (tétracotylie). — Cette germination, longue d'environ 13 mm. et âgée de sept jours, présentait quatre cotylédons séparés aussi profondément que ceux de la plantule normale (fig. 179).

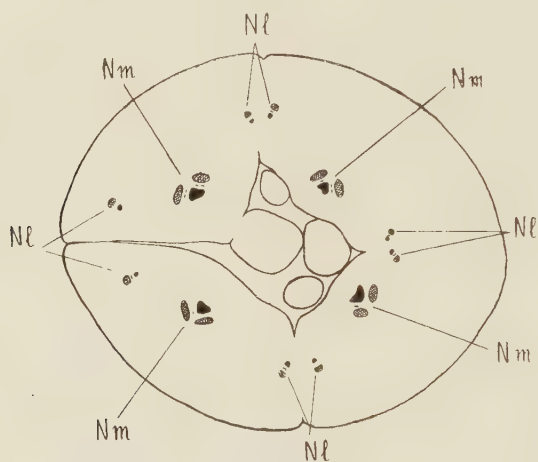
Dans une coupe transversale passant par leur région basilaire, au niveau de laquelle ils se montrent unis en un tube extrêmement court leur largeur est sensiblement égale ; chacun d'eux présente exactement la structure d'un cotylédon de la plantule normale, mais avec des dimensions plus réduites dans le sens perpendiculaire au plan de symétrie (fig. 180). La nervure médiane (fig. 181) est constituée par un convergent dans lequel le développement vasculaire a atteint la phase superposée. Par la réduction des éléments vasculaires alternes, ces quatre convergents médians paraissent un peu plus accélérés que ceux de la plantule normale. Toutefois, dans chacun d'eux, les fascicules criblés sont encore nettement séparés dans le plan médian par des éléments de conjonctif. Les deux nervures latérales de chaque cotylédon ont exactement la structure et la disposition qu'ils présentent dans les germinations normales. Dans l'espace losangique délimité par les bases cotylédonaires confluentes, on observe quatre massifs méristématiques dans lesquels aucun cordon procambial n'est différencié.

Au nœud cotylédonaire, les nervures latérales se réunissent deux à deux dans les quatre plans intercotylédonaires ; il y a donc à ce niveau quatre unités conductrices correspondant aux nervures mé-

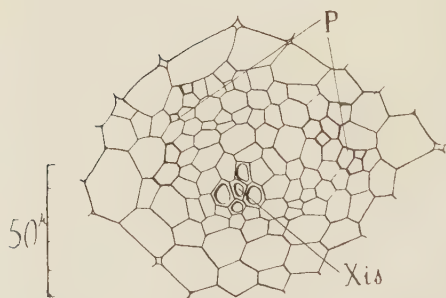


Fig. 179. — *Dimorphotheca pluvialis* Moench. — Plantule a (tétracotyle).

dianes et quatre systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire constituant les traces latérales. Ces derniers se confondent rapidement vers le bas avec les ailes des convergents médians et représentent, conformément aux homologues admises pour la plantule normale, quatre convergents intercotylédonaire à développement très accéléré.



180



181

Fig. 180 et 181. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule *a*. — Fig. 180: région basilaire des cotylédons: *Nm*, nervures médianes; *Nl*, nervures latérales. — Fig. 181: dessin de détail d'une nervure médiane au même niveau: *P*, fascicules criblés; *Xis*, xylème intermédiaire et superposé.

Dans la partie moyenne de la tigelle, les quatre convergents médians se confondent par leur phloème et leur xylème est parvenu au début du stade intermédiaire. La phase alterne est représentée par un

seul élément vasculaire dans l'un des convergents médians, par plusieurs vaisseaux centripètes dans les trois autres (cf. plus haut, fig. 131). Chacun des huit secteurs déterminés par l'intersection des plans médians et intercotylédonaires présente la même disposition des tissus que les quatre secteurs formés par l'entrecroisement des deux plans de symétrie dans la tige hypocotylée des plantules normales. La seule différence essentielle que l'on constate est la réduction proportionnelle du développement de ces tissus dans le sens tangentiel.

Vers la base de la tigelle, deux des quatre groupes criblés disparaissent et les quatre groupes vasculaires alternes se rapprochent en deux paires et se confondent de plus en plus intimement, de sorte que la structure tétrarche fait place vers le bas au type diarche qui est complètement réalisé dans la région moyenne de la racine. Cette fusion progressive des quatre unités conductrices a été décrite en détail dans le chapitre II de la deuxième partie (cf. plus haut, fig. 131, 132 et 133).

Si l'on applique à l'étude de cette germination la notion de phyllorhize, on doit la considérer, d'après le nombre et le comportement des systèmes conducteurs comme une véritable tétracotyle, formée de quatre phyllorhizes d'égale valeur, libres par leurs feuilles et soudées de plus en plus intimement de haut en bas par leurs caules et par leurs rhizes.

Il convient d'ajouter toutefois qu'il s'agit ici d'une tétracotylie *incomplète* afin de tenir compte de la réduction du type tétrarche au type diarche vers la base de la racine, réduction qui n'a pas lieu dans les tétracotyles parfaites (telles que certaines plantes de *Cheiranthus Cheiri* décrites par HOLDEN [120]), où la structure tétrarche se maintient sur toute la longueur de la partie hypocotylée.

Plantule b (tricotylie). — Cette germination, longue d'environ 5 cm. et fixée avant la différenciation des groupes vasculaires correspondant aux feuilles du premier verticille épicotylé, possédait trois cotylédons séparés aussi complètement que ceux de la plantule normale et présentant la même forme (fig. 182).

Ces trois cotylédons sont soudés en un tube très court par leur base (fig. 183) comme ceux de la germination dicotylée. Ils en ont d'ailleurs exactement la structure, mais l'un d'eux est un peu plus développé que les deux autres dans le sens de la largeur. Chacun présente, dans son plan de symétrie, un convergent constituant la nervure médiane. Le développement de ces convergents médians, parvenu au début de la phase superposée, n'est pas sensiblement plus accéléré

que dans les germinations normales. On reconnaît dans chacun d'eux (fig. 184, 185 et 186), des vaisseaux intermédiaires encore inaltérés et, au moins dans l'un d'entre eux, des vaisseaux alternes. Les groupes libéro-ligneux qui constituent les nervures latérales se réunissent, selon le cas habituel, deux à deux dans les trois plans intercotylédonaire. Dans le tube formé par la soudure basilaire des cotylédons, on observe les ébauches méristématiques des premières feuilles épicotylées qui constituent un verticille trimère alternant exactement avec le verticille cotylédonaire. Dans chaque feuille épicotylée, la nervure médiane n'est encore représentée que par un cordon procambial.

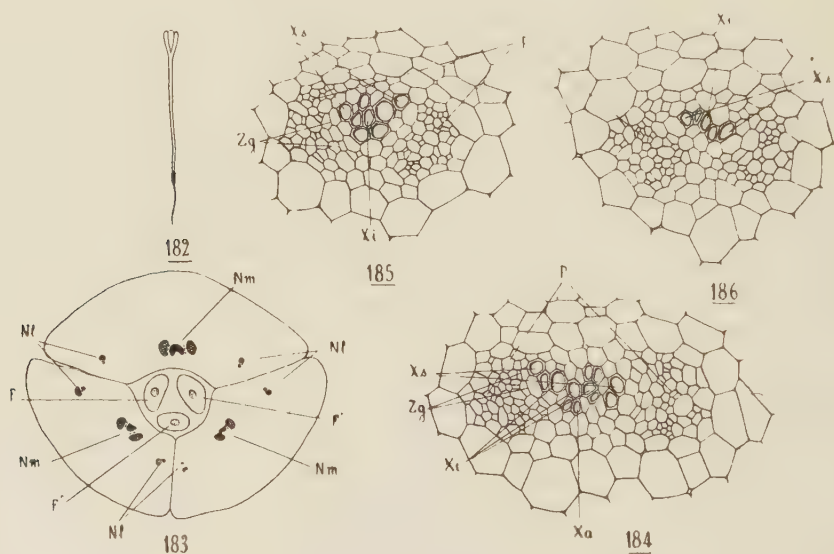


Fig. 182 à 186. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule b (tricotyle). — Fig. 182: plantule b. — Fig. 183: région basilaire des cotylédons; Nm, nervures médianes cotylédonaire; Nl, nervures latérales; F, F', F'', feuilles épicotylées. — Fig. 184, 185 et 186: dessins de détail des nervures médianes des trois cotylédons au même niveau; P, fascicules criblés; Xa, xylème alterne; Xi, xylème intermédiaire; Xs, xylème superposé; Zg, cloisons secondaires; même échelle que pour les fig. 187, 188.

Immédiatement au-dessous du nœud cotylédonaire, les pôles de différenciation vasculaire des trois convergents médians sont disposés exactement aux sommets d'un triangle équilatéral. Dans les bissectrices des trois angles, sont situés trois systèmes libéro-ligneux représentant autant de convergents intercotylédonaire très accélérés: ils offrent la même structure que ceux de la plantule normale et présentent les mêmes connexions vers le bas comme vers le haut. En dedans de chacun d'eux se montre un cordon procambial qui se prolonge supérieu-

rement dans la feuille épicotylée correspondante. Les trois unités conductrices médianes présentent le même degré d'accélération basifuge que les deux convergents médians de la plantule dicotylée ; leur xylème alterne, réduit à quelques débris de membranes vasculaires, est flanqué à droite et à gauche de deux ailes de vaisseaux intermédiaires dont les éléments extrêmes, superposés au phloème, se développent dans le sens centrifuge.

Les six secteurs déterminés par le croisement au centre de la coupe des trois plans médians et des trois plans intercotylédonaire présentent les mêmes caractères histologiques que les quatre secteurs

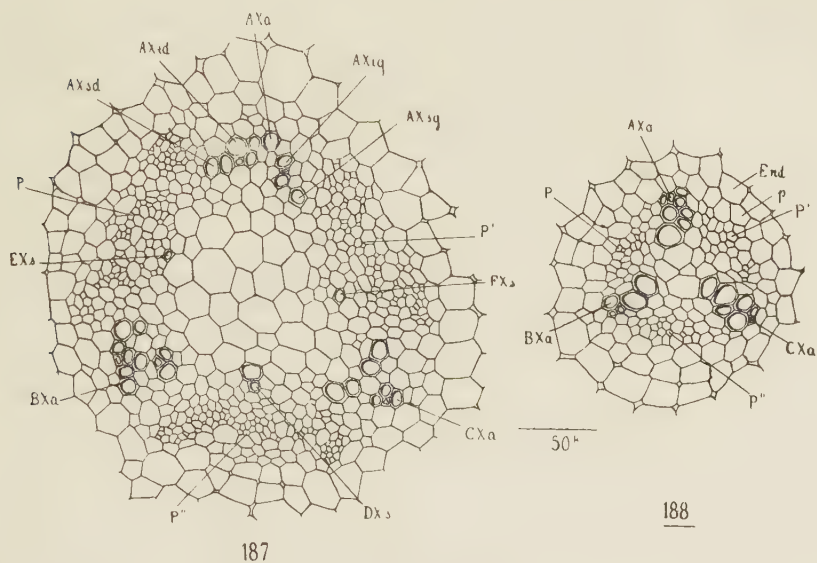


Fig. 187 et 188. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule b. — Fig. 187: partie supérieure de la tige hypocotylée : P, P', P'', groupes criblés ; AXa, BXa, CXa, vaisseaux alternes médians ; AXid, AXiq, AXsd, AXsg, xylème intermédiaire et superposé du convergent médian A ; DXa, EXa, FXa, groupes vasculaires superposés intercotylédonaire. — Fig. 188: racine : End, endoderme ; p, péricycle.

correspondants de la plantule normale et n'en diffèrent que par un développement des tissus plus réduit dans le sens tangentiel.

Un peu plus bas (fig. 187), mais à une distance encore faible du sommet de la tigelle, les différents fascicules de phloème tendent à s'unir en trois groupes criblés très étalés tangentiellement : en face de la partie moyenne de ces trois arcs criblés se trouvent les vaisseaux intercotylédonaire ; ceux-ci se raccordent rapidement, dans les coupes inférieures, avec les xylèmes médians.

Cette disposition triarche se maintient vers le bas jusqu'à l'extrémité de la racine ; les seules modifications que l'on constate tiennent à l'accélération basifuge. Elles peuvent être ainsi résumées : extinction progressive des vaisseaux superposés et intermédiaires, développement de plus en plus important du xylème centripète (fig. 188).

La morphologie externe de cette plantule et l'existence de trois convergents médians sur toute sa longueur montrent qu'elle doit être considérée comme une tricotyle parfaite formée de trois phyllorhizes exactement comparables à l'une ou à l'autre des deux unités de la germination normale.

Plantule c (autre exemple de tricotylie). — Cette germination par sa morphologie externe était entièrement semblable à la précédente mais légèrement plus jeune et de dimensions un peu plus réduites.

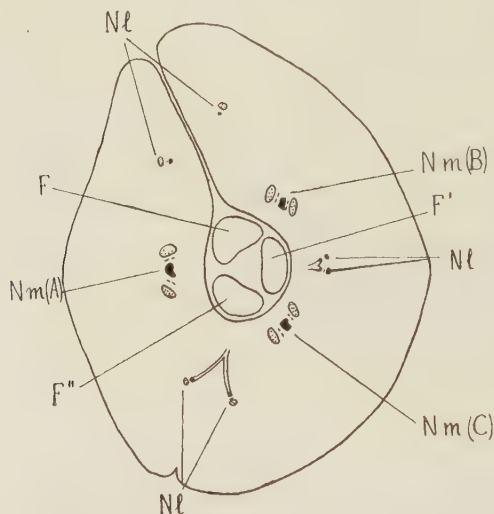


Fig. 189. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule c. — Région basilaire des cotylédons ; Nm (A), Nm (B), Nm (C), nervures médianes cotylédonaire formées par les convergents A, B, C ; Nl, nervures latérales ; F, F', F'', feuillets épicotylés.

Les trois cotylédons, dont l'un est un peu plus large que les deux autres, offrent à la base la même disposition et la même structure que ceux de la plantule qui vient d'être décrite. Les premières feuillets épicotylés, à l'état d'ébauches méristématiques, forment un verticille trimère alternant avec les cotylédons (fig. 189).

La structure du sommet de la tigelle est la même que dans le cas précédent mais le xylème des trois convergents médians, parvenu

seulement à la phase intermédiaire, y est moins développé. Il faut noter cependant que les deux unités conductrices qui correspondent aux cotylédons les plus étroits confondent leurs fascicules criblés adjacents dès le sommet de la tigelle, tandis que cette fusion est très légèrement différée vers le bas pour les autres fascicules de phloème (cf. fig. 190) ; en outre, les deux groupes vasculaires alternes de ces

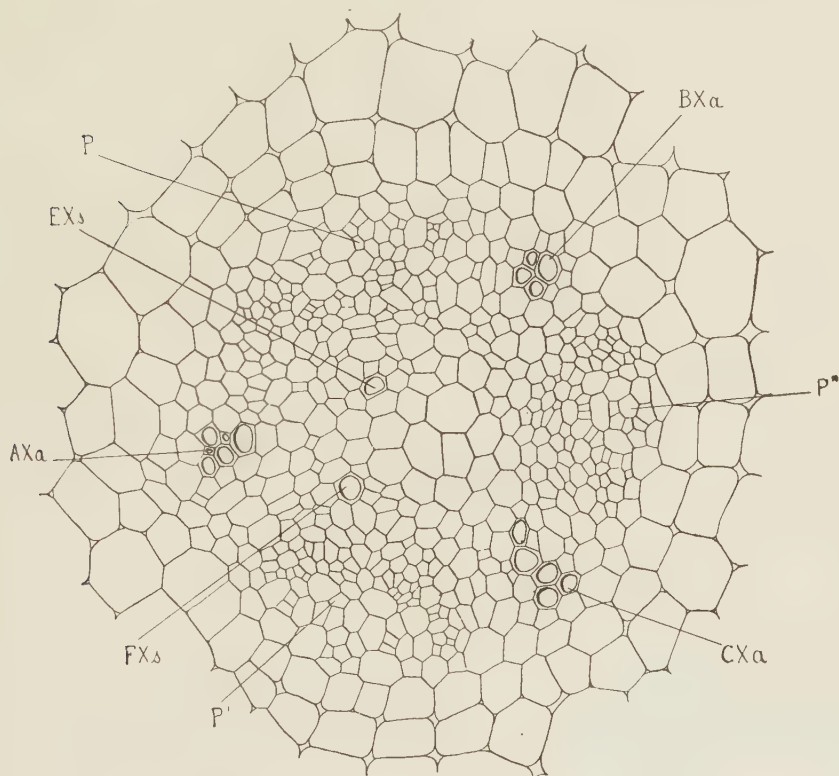


Fig. 190. — *Dimorphothea pluvialis*, plantule c. — Partie supérieure de la tigelle; AXa, BXa, CXa. groupes vasculaires alternes des convergents médians; EXs, FXs. groupes vasculaires superposés intercotylédonaire se continuant chacun dans les cotylédons par deux nervures latérales; P, P', P''. groupes criblés; même échelle que pour la fig. 191.

unités sont plus rapprochées l'un de l'autre que de celui qui correspond au cotylédon le plus large.

Ce rapprochement des deux unités conductrices desservant les feuilles cotylédonaire plus étroites s'accroît rapidement de haut en bas dans la tigelle. Il se traduit d'abord par une diminution de taille du groupe de phloème qui leur est commun puis par la disparition

complète de celui-ci vers la base de la tigelle (fig. 191). Les deux groupes vasculaires alternes ainsi rapprochés développent entre eux des vaisseaux intermédiaires qui tendent à les réunir tangentiellement ; leurs éléments centripètes eux-mêmes confluent rapidement de haut en bas et se fusionnent finalement à la base de la racine (fig. 192).

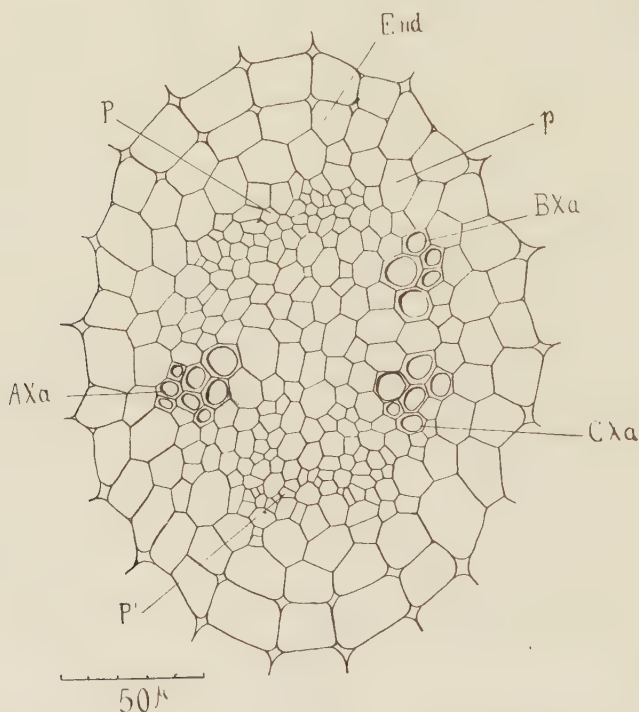


Fig. 191. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule c. — Tigelle (près de la base) ; End. endoderme ; p. péricycle.

Cette germination est formée comme la précédente de trois unités morphologiques ou phyllorhizes, mais celles-ci n'ont pas exactement les mêmes rapports : il y en a deux qui se fusionnent entre elles étroitement vers le bas par leur phloème et leur xylème, tandis que la phyllorhize conjointe reste distincte par la portion la plus primitive de son système vasculaire.

Dans la plupart des plantules tricotylées de *Dimorphotheca pluvialis* que j'ai pu étudier, la structure triarche réalisée au sommet de la tige hypocotylée fait place plus ou moins rapidement vers le bas à la disposition diarche par suite de la fusion de plus en plus com-

plète de deux convergents. Cette réduction dans le nombre des unités conductrices s'effectue à des niveaux très variables pouvant aller depuis le sommet de la tigelle jusqu'au sommet de la racine. On peut ainsi disposer les plantules tricotyles en une série dans laquelle la tendance à la tricotylie (ou à la dicotylie) croît progressivement. L'une des formes extrêmes de cette série est représentée par exemple par la germination *b* où l'existence de trois convergents médians peut

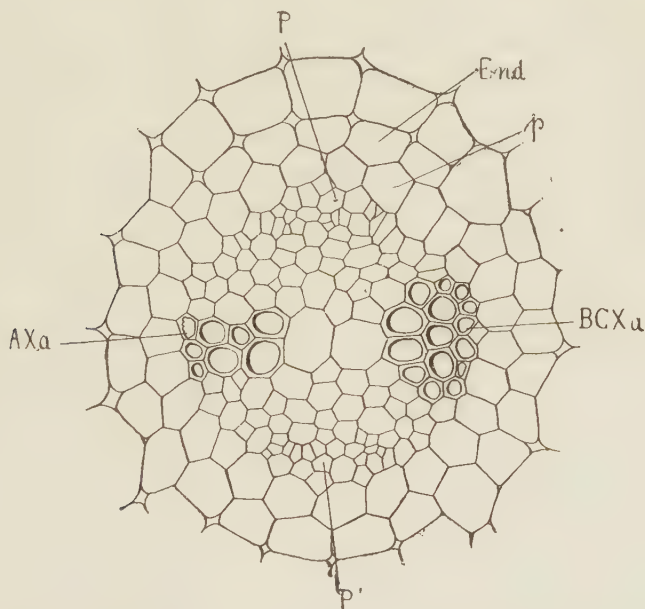


Fig. 192. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule *c*. — Base de la racine; *BCXa*. groupe vasculaire alterne formé par l'union de *BXa* et de *CXa*; même échelle que pour la fig. 191.

être constatée d'un bout à l'autre de la plantule ; l'autre type extrême correspond à une germination tricotyle présentant une structure diarche tout le long de la racine et de la tige hypocotylée sauf au sommet de celle-ci où s'établit la disposition triarche. On rencontre chez le *Dimorphotheca pluvialis* tous les intermédiaires entre ces deux types.

Il y a lieu d'indiquer enfin que l'inégalité de largeur des cotylédons n'est pas un fait constant : dans un grand nombre d'individus tricotyles examinés, la taille était sensiblement la même pour les trois membres cotylédonaires.

Plantule d (schizocotylie simple). — Cette germination (fig. 193) présentait deux cotylédons de forme différente : l'un simple et relativement étroit, constitué normalement ; l'autre divisé presque complètement selon le plan médian en deux larges lobes unis seulement dans la région basilaire et sur une faible longueur (1 mm. environ sur 5).



Fig. 193. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule d (schizocotylie simple).

ressemble donc assez étroitement à celle de la plantule normale. Cependant les deux moitiés de la coupe ne sont pas exactement symétriques par rapport au plan intercotylédonaire. Cette dissymétrie résulte : d'une part de ce que les deux arcs criblés sont plus éloignés l'un de l'autre du côté du cotylédon dichotome que du côté opposé ; d'autre part, du fait que le développement vasculaire est plus accéléré dans le convergent A que dans le convergent B. Tandis que ce dernier, qui correspond au cotylédon simple, présente un xylème alterne encore bien reconnaissable, plusieurs vaisseaux intermédiaires et seulement deux ou trois vaisseaux superposés, le xylème du convergent A paraît exclusivement formé au contraire d'éléments intermédiaires et superposés.

Dans la partie supérieure de la tigelle (fig. 194), les coupes transversales présentent une structure diarche. On y observe deux convergents médians confondus par le phloème ; l'un (A) correspond à la nervure médiane existant dans la région basilaire du cotylédon bifurqué, l'autre à la nervure médiane du cotylédon simple. Deux groupes vasculaires superposés sont disposés à peu près selon le plan intercotylédonaire. Le phloème constitue deux arcs très allongés de part et d'autre du plan médian. La structure de cette région

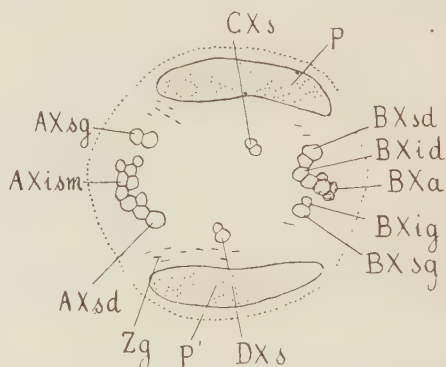


Fig. 194. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule d. — Partie supérieure de la tigelle ; *AXism*, xylème médian intermédiaire ou superposé, et *AXsd*, *AXsg*, xylèmes superposés droit et gauche du convergent A correspondant à la nervure médiane du cotylédon bifurqué ; *BXa*, xylème alterne du convergent B correspondant à la nervure médiane du cotylédon normal ; *BXid*, *BXig*, *BXsd*, *BXsg*, xylèmes intermédiaires et superposés droits et gauches du même convergent ; *CXs* et *DXs*, groupes vasculaires superposés intercotylédonaire ; *P*, *P'*, groupes criblés ; *Zg*, cloisons secondaires.

Je crois pouvoir considérer en effet les éléments vasculaires qui constituent le groupe xylémique médian AXism du convergent A comme appartenant non à la phase alterne, mais au stade intermédiaire ou au début de la phase superposée. Ces éléments non seulement ne présentent aucune des marques d'altération qui affectent les vaisseaux alternes du convergent B mais sont évidemment en pleine activité et leur paroi régulière offre tous les caractères de forme et de coloration qui attestent une différenciation récente. J'ai d'ailleurs contrôlé leur ordre d'apparition par l'étude à un stade plus jeune de plantules schizocotyles présentant une structure semblable (1). Les vaisseaux qui paraissent les plus primitifs et que je crois devoir rapporter au stade intermédiaire sont situés entre cette portion xylémique médiane et les vaisseaux superposés AXsd, AXsg. Il semble donc qu'il y ait à ce niveau dans la même unité conductrice deux pôles de différenciation ligneuse très rapprochés l'un de l'autre. Il en résulterait que le convergent A serait constitué au sommet de la tigelle de deux demi-convergenents accélérés unis par leur portion xylémique.

Plus bas, dans la tigelle, cette différence d'accélération des deux convergenents s'atténue très vite de sorte que, vers le milieu de cet organe, la structure binaire normale est pleinement réalisée ; elle se maintient jusqu'au sommet de la racine.

Cette plantule est formée de deux phyllorhizes, mais il y a dans la feuille profondément bifurquée de l'une d'elles tendance par schizocotylie à la formation de deux demi-cotylédons. A la base cotylédonaire et au sommet de la tigelle, l'accélération basifuge est plus intense dans le convergent médian du cotylédon divisé et il semble qu'il y ait une corrélation entre ce fait et la dichotomie cotylédonaire.

Plantule c (autre exemple de schizocotylie simple). — Afin d'établir d'une façon plus certaine l'existence de cette exagération de l'accélération basifuge qui paraît corrélative de la schizocotylie profonde chez le *Dimorphothea pluvialis*, je crois utile de décrire une autre germination schizocotyle de cette espèce où le même phénomène apparaît avec plus d'évidence.

Dans cette plantule, fixée comme la précédente avant la différenciation des groupes vasculaires des deux feuilles du premier verticille épicotylé, l'un des cotylédons présentait dans le plan médian une divi-

(1) Voir notamment p. 189 la description d'une jeune plantule schizocotyle de *Calendula officinalis*.

sion profonde atteignant près des trois quarts de sa longueur, l'autre étant simple et de forme normale (fig. 195).



Fig. 195. - *Dimorphotheca pluvialis*, plantule e (schizocotylie simple).

tous intermédiaires et superposés et l'on n'observe dans le conjonctif qui les sépare aucune trace d'éléments vasculaires centripètes.

Cette différence d'accélération est aussi manifeste dans les coupes passant par la base cotylédonaire. A ce niveau (fig. 197), les vaisseaux du convergent médian du cotylédon simple (B) appartiennent les uns à la phase alterne (Xa), les autres à la phase superposée (Xs). La nervure du cotylédon bifurqué (A) est formée de deux ailes de convergent entièrement superposées et complètement séparées par des éléments

Immédiatement au-dessous du nœud cotylédonaire, la coupe transversale montre deux convergents correspondant aux nervures médianes et deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire (fig. 196). Ceux-ci présentent supérieurement et inférieurement les mêmes connexions que dans la plantule normale et offrent la même valeur. La structure n'est pas exactement symétrique dans les deux moitiés de la coupe correspondant aux deux bases cotylédonaire. Le convergent médian B, qui dessert le cotylédon normal, est parvenu au début de la phase superposée, mais ses éléments alternes, placés dans le plan médian cotylédonaire, sont encore bien visibles. Le convergent A qui se prolonge dans la nervure médiane de la portion basilaire du cotylédon bifurqué est formé de deux ailes cribro-vasculaires complètement séparées dans le plan médian. Les vaisseaux entrant dans la constitution de ces deux ailes sont

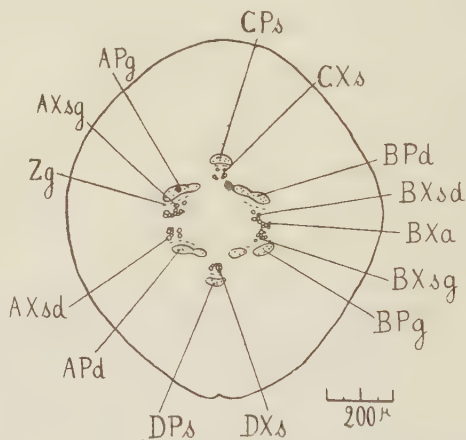


Fig. 196. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule e. — Sommet de la tige hypocotylée; *BXsd*, *BXsg*, ailes ligneuses droite et gauche du convergent B, correspondant à la nervure médiane du cotylédon normal; *BXsd* et *BXsg*, xylèmes superposés droit et gauche du même convergent; *CXs* et *DXs*, groupes vasculaires superposés intercotylédonaire; *APd*, *APg*, *BPd*, *BPg*, fascicules criblés des convergents A et B; *CPs* et *DPs*, fascicules criblés intercotylédonaire; *AXsd*, *AXsg*, xylèmes superposés droit et gauche du convergent A correspondant au cotylédon bifurqué; *BXa*, xylème alterne.

de conjonctif situés dans le plan médian. On n'observe entre elles aucun vestige de vaisseaux alternes. L'accélération se reconnaît ici à la suppression totale du xylème alterne et aussi, mais d'une façon moins évidente, au développement plus avancé des xylèmes superposés (XS) et des cloisons secondaires. Les deux ailes cribro-vasculaires constituent plus haut les nervures médianes des deux lobes cotylédonaire.

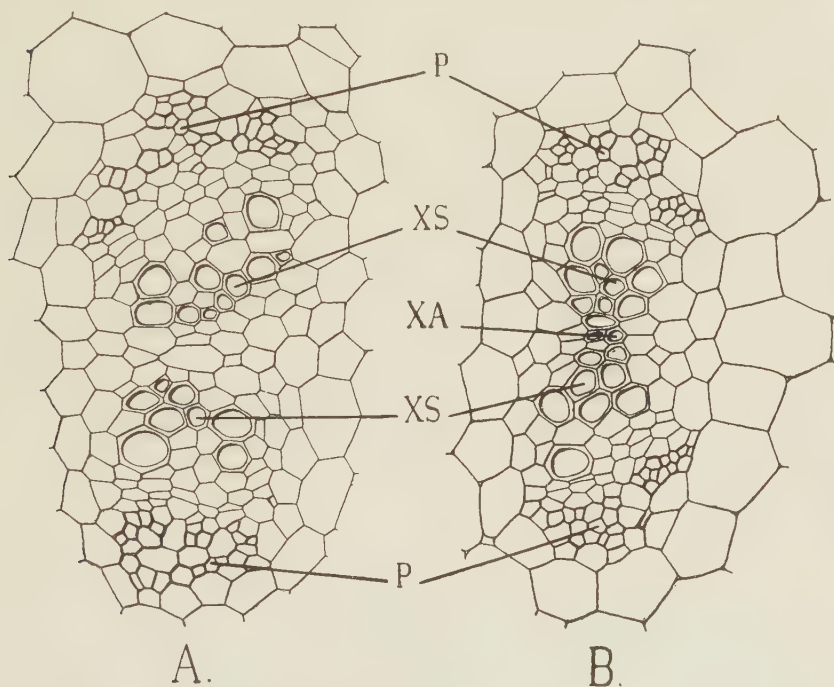


Fig. 197. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule e. — Base cotylédonaire; A. nervure médiane du cotylédon bifurqué; B. nervure médiane du cotylédon normal; P. fascicules criblés; XA. xylème alterne; XS. xylème superposé

Toutes les coupes transversales faites au-dessous du sommet de la tigelle présentent la structure diarche.

La morphologie externe et l'anatomie de cette plantule indiquent qu'elle est formée de deux phyllorhizes : l'une correspond au cotylédon simple ; l'autre est divisée incomplètement dans sa portion foliaire qui constitue le cotylédon bifurqué. La division de ce dernier est accompagnée d'une exagération de l'accélération basifuge à la base cotylédonaire et au sommet de la tigelle.

Dans la série de plantules schizocotyles de *Dimorphotheca pluvialis* que j'ai examinées, cette exagération de l'accélération basifuge à la

base du cotylédon bifurqué n'est pas appréciable lorsque la division n'intéresse qu'une faible longueur du limbe. Elle paraît être la règle dans les cas où la division atteint le voisinage de la base cotylédonaire. L'absence du xylème médian dans la portion basilaire du cotylédon bifurqué a déjà été signalée dans certaines plantules schizocotyles mais ce fait, à ma connaissance, n'a jamais été rattaché à l'évolution vasculaire.

L'existence d'une exagération de l'accélération basifuge dans les exemples de schizocotylie profonde à la base des demi-cotylédons et dans le secteur correspondant de la partie supérieure de la tigelle est un fait assez intéressant, car il rappelle l'accélération vasculaire locale qui accompagne souvent la diminution du nombre des convergents. Il s'agit à peu près certainement dans les deux cas, du même phénomène. La schizocotylie, dans laquelle la nervure principale de chacun des deux lobes cotylédonaire est constituée à la base par un demi-convergent anormalement accéléré, peut être ainsi facilement reliée à la syncotylie où un membre cotylédonaire, en apparence simple, possède deux ou plusieurs nervures principales correspondant dans la tigelle à autant de convergents distincts présentant une accélération normale. La syncotylie, portant soit sur deux, soit sur plusieurs cotylédons, est elle-même facile à relier à la dicotylie et à la polycotylie dont elle ne diffère que par la soudure plus ou moins grande des unités cotylédonaire.

Plantule f (schizocotylie portant sur les deux cotylédons). — Cette germination présentait extérieurement les mêmes caractères que la plantule tétracotyle décrite au début de ce chapitre. Elle présentait quatre cotylédons sensiblement égaux en longueur et en largeur et paraissant séparés à peu près complètement jusqu'à la base.

Or, il s'agit ici d'une fausse tétracotylie ainsi que le prouve la structure. Les quatre nervures médianes cotylédonaire sont constituées sur toute leur longueur par un groupe libéro-ligneux dont les vaisseaux sont tous superposés au phloème même à la base. Ces nervures se réunissent deux par deux au niveau du nœud cotylédonaire de manière à constituer deux convergents dépourvus de vaisseaux alternes et centripètes et présentant par conséquent une accélération basifuge plus grande que les deux unités conductrices médianes de la plantule normale au même niveau. Il y a cependant dans l'un de ces convergents un vaisseau (BXim. fig. 198) que sa position pourrait faire considérer comme primitif, mais l'absence de toute altération dans sa

membrane, le caractère particulier de sa coloration et l'étude à des stades différents de cas analogues permettent de le considérer comme appartenant plutôt au stade intermédiaire qu'à la phase alterne. Dans un plan à peu près perpendiculaire au plan médian de ces deux convergents et passant par le milieu de la coupe, on observe au sommet de la tigelle deux groupes xylémiques superposés qui correspondent aux groupes vasculaires intercotylédonaire de la plantule normale ; chacun d'eux se bifurque au niveau du nœud de manière à se continuer

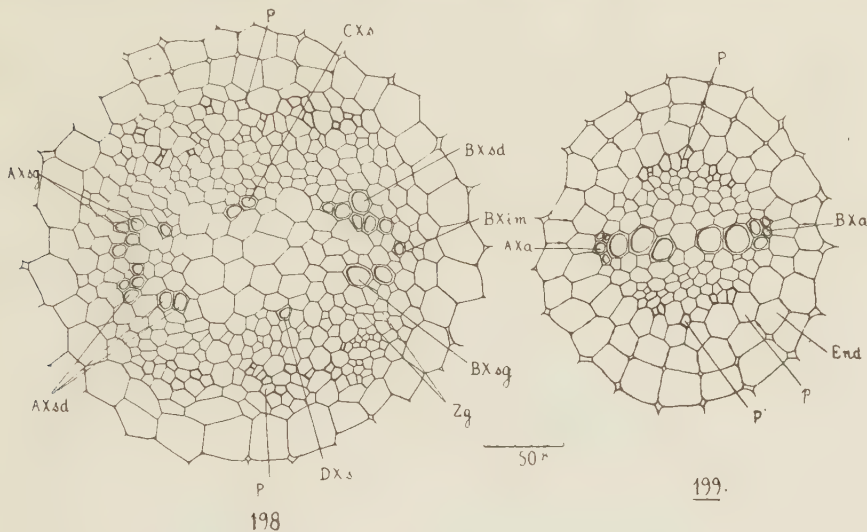


Fig. 198 et 199. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule *f* (schizocotylie portant sur les deux cotylédons). — Fig. 198: partie supérieure de la tige hypocotylée; *AXsd*, *AXsg*, *BXsd*, *BXsg*, ailes vasculaires superposées droite et gauche des convergents médians A et B; *BXim*, vaisseau médian probablement intermédiaire du convergent B; *CXs*, *DXs*, groupes vasculaires superposés intercotylédonaire; *P* et *P'*, groupes criblés; *Zg*, cloisons secondaires. — Fig. 199: racine; *AXa* et *BXa*, xylème alterne; *End*, endoderme; *p*, péricycle.

dans deux nervures latérales. Il en résulte que chacun des quatre membres cotylédonaire possède dans sa région basilaire une seule nervure latérale tandis qu'il y en a deux dans les cotylédons de la plantule normale. La disposition diarche est réalisée tout le long de la tige hypocotylée et de la racine (fig. 199).

Cette plantule est formée de deux phyllorhizes dont les feuilles sont divisées l'une et l'autre selon le plan médian en deux moitiés symétriques de manière à constituer quatre demi-cotylédons. L'accélération basifuge subit une exagération au sommet de la tigelle et à la base cotylédonaire comme dans les cas décrits plus haut, mais cette exagération porte ici sur les deux unités conductrices médianes.

Plantule g (polycotylie et schizocotylie combinées). -- Cet échantillon ressemblait par sa morphologie externe à une tétracotyle. Il possédait en effet quatre cotylédons de taille sensiblement égale (fig. 200) et séparés à peu près complètement jusqu'à la base. L'étude de la structure anatomique montre qu'il s'agit en réalité d'une plantule à la fois tricotyle et schizocotyle. Deux de ces quatre membres cotylédonaire, présentant la valeur de cotylédons entiers, sont soudés sur une très faible longueur par leur base (*syncotylie légère*), tandis que



Fig. 200. - *Dimorphotheca pluvialis*, plantule g (polycotylie et schizocotylie combinées).

l'autre est à peu près entièrement divisé longitudinalement en deux demi-cotylédons symétriques et de développement égal (*schizocotylie profonde*). Dans le tube très court constitué par la base commune des cotylédons, on observe deux convergents normalement accélérés correspondant aux nervures médianes des deux cotylédons entiers et un troisième convergent entièrement dépourvu de vaisseaux alternes dont les ailes constituent supérieurement les nervures médianes des deux lobes du cotylédon bifurqué. La règle selon laquelle la schizocotylie chez le *Dimorphotheca pluvialis* entraîne, lorsqu'elle atteint le voisinage de la base cotylédonaire, une exagération de l'accélération basifuge dans le convergent intéressé est donc également confirmée dans cet exemple (fig. 201).

Cette différence d'accélération n'est plus reconnaissable dans la partie supérieure de la tige hypocotylée, un peu au-dessous du sommet, où le développement des trois convergents est à peine parvenu au début du stade intermédiaire (fig. 202). Les groupes de xylème de ces trois unités conductrices sont presque entièrement constitués à ce niveau par des vaisseaux alternes. Les trois groupes criblés qui les séparent sont inégalement développés. Le groupe de phloème P'' compris entre les xylèmes AXa et BXa des deux cotylédons entiers est beaucoup plus réduit que les deux autres.

Un peu plus bas, dans la tigelle, on voit apparaître entre les deux groupes de xylème alterne AXa et BXa un vaisseau (ABXi, fig. 203) différencié par suite d'une légère accélération locale et qu'on doit considérer comme appartenant tout à fait à la fin du stade intermédiaire.

Plus bas encore, dans la tige hypocotylée (fig. 204), de nouveaux

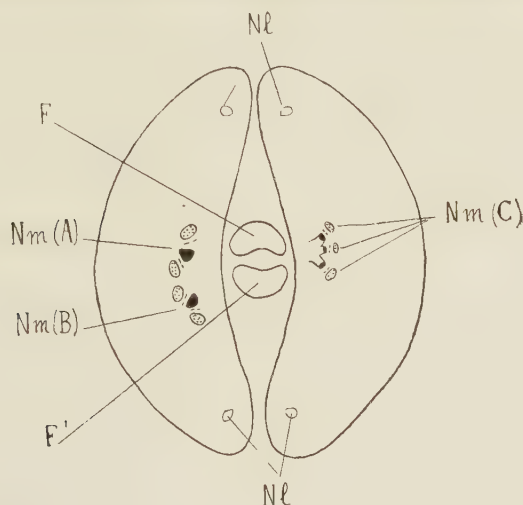


Fig. 201. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule g. — Région basilaire des cotylédons, *Nm* (A) et *Nm* (B), nervures médianes des cotylédons entiers (convergent A et B) ; *Nm* (C), nervure disposée selon le plan médian à la base du cotylédon divisé et correspondant au convergent C ; celle-ci se divise près de la base de ce cotylédon en deux fascicules latéraux qui forment plus haut les nervures médianes des deux demi-cotylédons et un fascicule médian qui se bifurque supérieurement de manière à se continuer dans deux nervures latérales ; *Nl*, nervures latérales cotylédonaire à l'état de cordons procambiaux ; *F* et *F'*, ébauches des deux premières feuilles épicotylées.

éléments vasculaires apparaissent et forment avec le précédent une bande continue reliant les deux groupes de xylème alterne *AXa* et *BXa*.

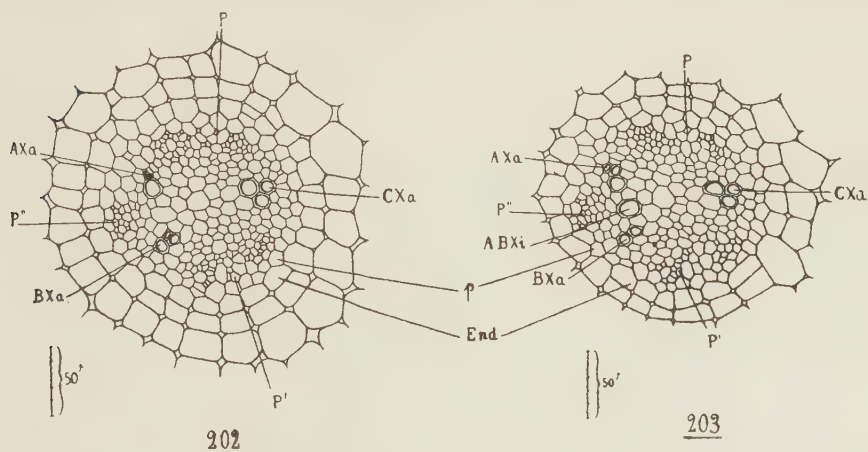


Fig. 202 et 203. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule g. — Partie supérieure de la tige hypocotylée (fig. 202, assez loin du sommet ; fig. 203, au-dessous du niveau précédent) ; *AXa*, *BXa*, *CXa*, xylème alterne des convergents A, B et C ; *ABXi*, xylème intermédiaire ; *P*, *P'*, *P'''*, groupes criblés ; *End*, endoderme ; *p*, pérycyle.

Enfin, au-dessous de ce dernier niveau (fig. 205), à peu de distance de la base de la tigelle, le groupe criblé P'' n'existe plus et les deux groupes vasculaires AXa et BXa se montrent unis en une seule masse de xylème (ABXai) formée à la fois d'éléments alternes et intermédiaires. La base de la tigelle et la racine dans toute sa longueur présentent la structure diarche normale. Cette réduction du type triarche au type diarche s'accomplit d'une façon analogue à celle qui a été

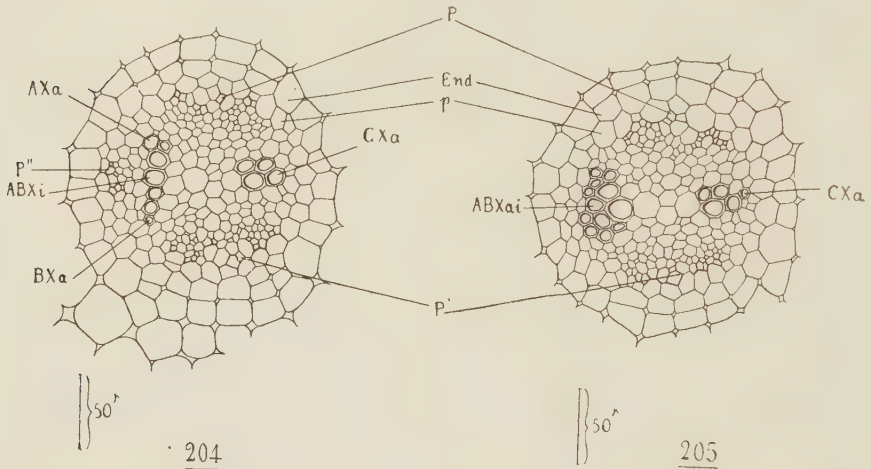


Fig. 204 et 205. — *Dimorphotheca pluvialis*, plantule g. — Région moyenne (fig. 204) et basilaire (fig. 205) de la tige hypocotylée; ABXai. groupe vasculaire résultant de l'union de AXa, BXa et ABXi.

décrite dans la deuxième partie comme caractéristique du second mode, c'est-à-dire sans accélération très fortement marquée du développement vasculaire.

Cette plantule est constituée par trois phyllorhizes soudées entièrement par leurs caules et leurs rhizes. Les feuilles de deux d'entre elles (cotylédons entiers) sont très brièvement soudées par leur base. La feuille de l'autre est très profondément divisée en deux demi-cotylédons égaux et symétriques. Enfin, les deux convergents médians correspondant aux deux phyllorhizes légèrement syncotyles sont intimement unis par leur xylème sur toute leur portion rhizaire et sur une certaine longueur de leur portion caulaire.

CHAPITRE IV

Sur quelques plantules anormales de *Calendula officinalis* L.

La plantule normale de *Calendula officinalis* a été parfaitement décrite par G. CHAUVEAUD [57]. La structure anatomique est presque exactement la même que chez le *Dimorphotheca pluvialis* ; toutefois, la tige hypocotylée étant beaucoup moins grêle, le cylindre central présente corrélativement une largeur plus grande que dans cette dernière espèce. La disposition des tissus, le degré d'accélération des deux convergents médians et le comportement des deux groupes libéro-ligneux intercotylédonaires sont les mêmes dans les deux cas.

L'existence de germinations anormales chez le *Calendula officinalis* a été depuis longtemps signalée (EHRENBERG in *Flora*, 1846, p. 704 ; FERMOND [95]). Parmi les plantules que j'ai moi-même recueillies, se trouvaient un petit nombre d'individus tricotyles et quelques germinations dicotylées présentant une division plus ou moins profonde de l'un des cotylédons. La proportion d'anomalies ne dépassait pas 1 % ; je n'ai jamais observé de cas de tétracotylie chez cette espèce.

Je ne m'attarderai pas à décrire en détail les germinations tricotyles de *C. officinalis* que j'ai étudiées. Cette description ne serait qu'une répétition de celle qui a été faite plus haut des individus à trois cotylédons de *Dimorphotheca pluvialis*. Dans les deux espèces, en effet, la tricotylie présente exactement les mêmes caractères. La plantule possède trois convergents médians correspondant aux nervures médianes des cotylédons et trois groupes libéro-ligneux intercotylédonaires représentant autant de convergents à développement très accéléré et correspondant aux nervures latérales ; ces derniers se raccordent dans la partie supérieure de la tigelle avec les ailes des trois convergents médians. Chacune des trois phyllorhizes constitutives de la plantule tricotylée, abstraction faite de l'extension moindre de ses tissus dans le sens tangentiel, offre exactement la même structure que l'une ou l'autre des deux unités de la germination normale.

Dans les cas de tricotylie parfaite, ces trois phyllorhizes, séparées complètement par leurs feuilles, unies par leurs caules et leurs rhizes, sont exactement équivalentes entre elles : les trois pointes de xylème alterne des trois convergents médians sont alors placées respectivement aux trois sommets d'un triangle équilatéral et la disposition triarche se maintient sur toute la longueur de la tigelle et, si la plantule est très jeune, jusqu'au sommet de la racine.

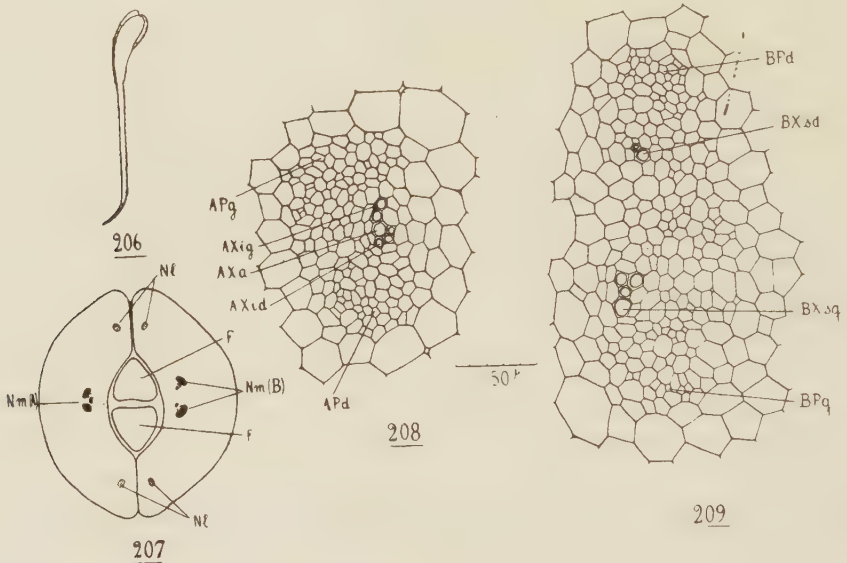


Fig. 206 à 209. — *Calendula officinalis* L., plantule schizocotyle. — Fig. 206 : morphologie externe. — Fig. 207 : région basilaire des cotylédons ; *Nm (A)*, nervure médiane du cotylédon normal correspondant au convergent A ; *Nm (B)*, nervure médiane du cotylédon bifurqué correspondant au convergent B ; *NL*, nervures latérales cotylédonaire à l'état de cordons procambiaux ; *F* et *F'*, premières feuilles épicotylées. — Fig. 208 (même niveau) : nervure médiane du cotylédon normal ; *AXa*, vaisseau alterne ; *AXid* et *AXig*, vaisseaux intermédiaires ; *APd* et *APq*, fascicules criblés. — Fig. 209 (même niveau) : nervure médiane de la région inférieure du cotylédon bifurqué ; *BXsd* et *BXsg*, vaisseaux superposés du convergent B ; *BPd* et *BPq*, fascicules criblés.

Dans d'autres cas de tricotylie moins typiques que les précédents, deux des phyllorhizes sont un peu moins développées que l'autre dans le sens tangentiel : les trois pointes de xylème alterne sont alors disposées aux sommets d'un triangle isocèle et celles qui correspondent aux deux phyllorhizes moins développées peuvent se réunir à une certaine hauteur de la tigelle ou de la racine après extinction du phloème interposé.

On observe assez fréquemment dans ce dernier cas que les deux phyllorhizes moins développées sont unies par leurs feuilles sur une

longueur habituellement faible immédiatement au-dessus du nœud (syncotylie légère).

Quant à la schizocotylie, elle présente aussi chez le *C. officinalis* les mêmes caractères que chez le *D. pluvialis*. Lorsque la division n'affecte qu'une faible longueur du limbe cotylédonaire, elle n'est accompagnée d'aucune modification dans le développement du convergent intéressé : celui-ci se bifurque simplement à une hauteur variable

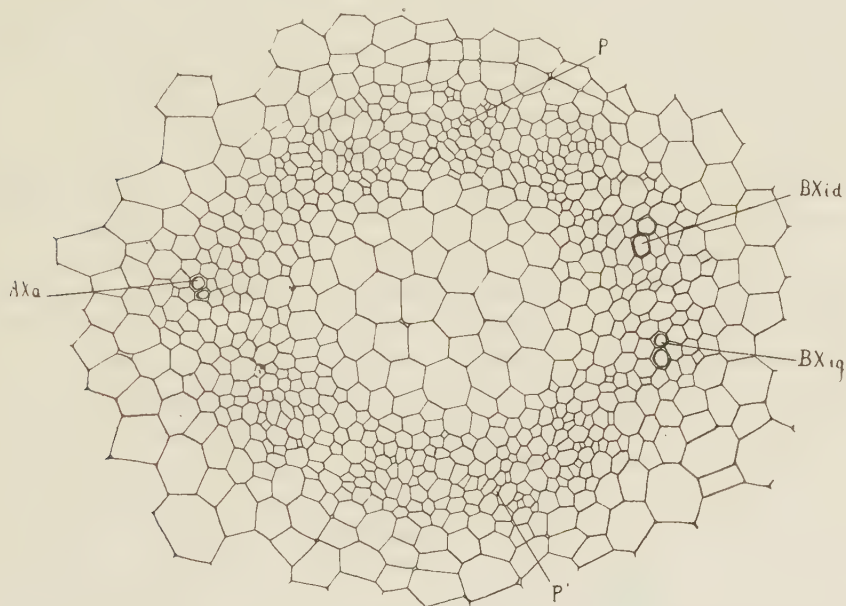


Fig. 210. — *Calendula officinalis*, plantule schizocotyle. — Sommet de la tigelle; *BX_{id}*, *BX_{iq}*, vaisseaux intermédiaires du convergent B; *P* et *P'*, groupes criblés; même échelle que pour les fig. 208 et 209.

au-dessus de la base cotylédonaire. Au contraire, lorsque la division atteint la partie inférieure du cotylédon, le développement du convergent médian correspondant peut subir dans la partie supérieure de la tigelle et à la base cotylédonaire une accélération basifuge nettement plus accusée que celle qui affecte le convergent médian de la phyllorhize indivise.

Les fig. 206 à 210 se rapportent précisément à une plantule dicotylée schizocotyle de *C. officinalis* dans laquelle la division en deux partitions symétriques de l'un des cotylédons affectait plus de la moitié de la longueur du limbe.

Cette plantule a été fixée à un stade très jeune ; les groupes libéro-

ligneux correspondant aux nervures latérales cotylédonaire ne sont pas encore différenciés ; les premières feuilles épicotylées sont à l'état d'ébauches entièrement méristématiques.

La section transversale du sommet de la tigelle (fig. 210) offre une structure nettement dissymétrique par rapport au plan intercotylédonaire. Le xylème du convergent médian correspondant au cotylédon entier est représenté par deux vaisseaux disposés dans le plan cotylédonaire médian et appartenant à la fin de la phase alterne. Le xylème du convergent diamétralement opposé et correspondant au cotylédon dichotome ne présente dans le plan médian aucun vaisseau alterne. Il est formé uniquement de deux ailes vasculaires largement séparées l'une de l'autre par de nombreuses cellules de conjonctif et réduites chacune à deux vaisseaux correspondant au stade intermédiaire. Le développement vasculaire est donc plus accéléré dans le système conducteur du cotylédon dichotome que dans celui du cotylédon simple. L'exagération de l'accélération basifuge, souvent corrélative de la schizocotylie profonde et déjà notée chez le *D. pluvialis*, est donc réalisée également chez le Souci officinal.

Cette différence d'accélération est également très nette, dans la plantule décrite, à la base cotylédonaire. Dans la nervure médiane du cotylédon bifurqué (fig. 209), les deux ailes vasculaires du convergent médian sont encore plus éloignées l'une de l'autre que dans la partie supérieure de la tigelle et l'on observe même entre elles un fascicule criblé très réduit situé dans le plan médian. Le convergent constituant la nervure médiane du cotylédon simple est normalement accéléré et son xylème présente au même niveau un vaisseau alterne dont la résorption commence et plusieurs vaisseaux intermédiaires situés à droite et à gauche de celui-ci (fig. 208).

EXEMPLE DE TRANSITION ENTRE LA POLYCOTYLIE ET LA SCHIZOCOTYLIE. — Parmi les plantules anormales qui m'ont été fournies par le *C. officinalis* il en est une que j'estime nécessaire de décrire en détail parce qu'elle constitue par sa structure un terme de passage très net entre la tricotylie et la schizocotylie.

Il s'agit d'une germination dicotylée dont l'un des cotylédons se montrait divisé selon le plan médian sur la moitié environ de sa longueur, l'autre étant simple et très légèrement dissymétrique (fig. 211).

Dans la section transversale passant par la base cotylédonaire (fig. 212, 213 et 214), on observe que le cotylédon bifide présente deux convergents faiblement accélérés situés à droite et à gauche du plan

médian, très rapprochés l'un de l'autre mais complètement distincts par leurs xylèmes et leurs fascicules de phloème. Tous deux sont parvenus au début de la phase superposée, mais les premiers éléments de xylème intermédiaire sont encore bien visibles et l'on observe même dans l'un des convergents une lacune résultant de la destruction du xylème alterne. La structure du cotylédon simple est normale.

A l'intérieur de l'anneau constitué à ce niveau par la soudure basilaire des deux cotylédons sont disposées les ébauches méristématiques des deux premières feuilles épicotylées enveloppant elles-mêmes le massif initial. Ces deux ébauches foliaires ne sont pas coupées en

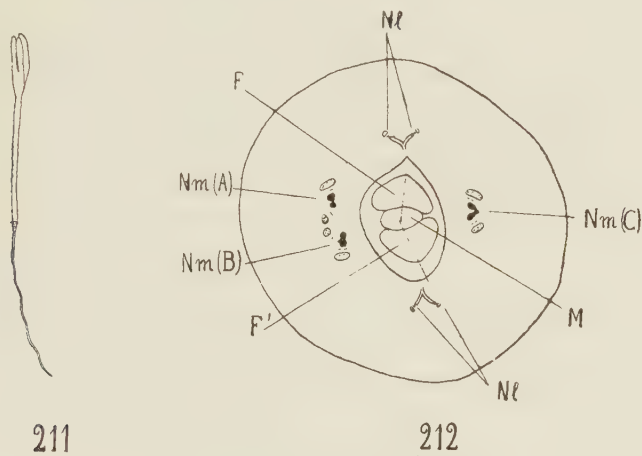


Fig. 211 et 212. — *Calendula officinalis*, cas de transition entre la tricotylie et la schizocotylie. — Fig. 211: morphologie externe de la plantule. — Fig. 212: base cotylédonaire; Nm (A), Nm (B), Nm (C), nervures cotylédonaire correspondant aux convergents médians A, B, C; NL, nervures latérales des cotylédons; F et F', premières feuilles épicotylées; M, massif méristématique terminal.

leur milieu par le plan intercotylédonaire comme cela a lieu dans la plantule normale, mais se montrent disposées obliquement par rapport à ce plan et l'une par rapport à l'autre. L'angle que forment les plans médians de ces deux mamelons foliaires, qui est d'environ 120° dans les tricotytes typiques, est ici beaucoup plus ouvert (environ 150°) et son sommet est tourné vers le cotylédon dichotome. Il en résulte que les bords des deux ébauches sont très rapprochés du côté du cotylédon normal, et au contraire écartés l'un de l'autre du côté opposé. Cette perturbation phyllotaxique semble être en relation étroite avec l'existence de deux convergents dans la base du cotylédon bifide.

Dans la partie supérieure de la tigelle, à une faible distance du sommet, les deux convergents faiblement accélérés desservant le coty-

lédon bifurqué sont encore complètement distincts par leurs groupes xylémiques, mais les deux fascicules de phloème situés entre ceux-ci

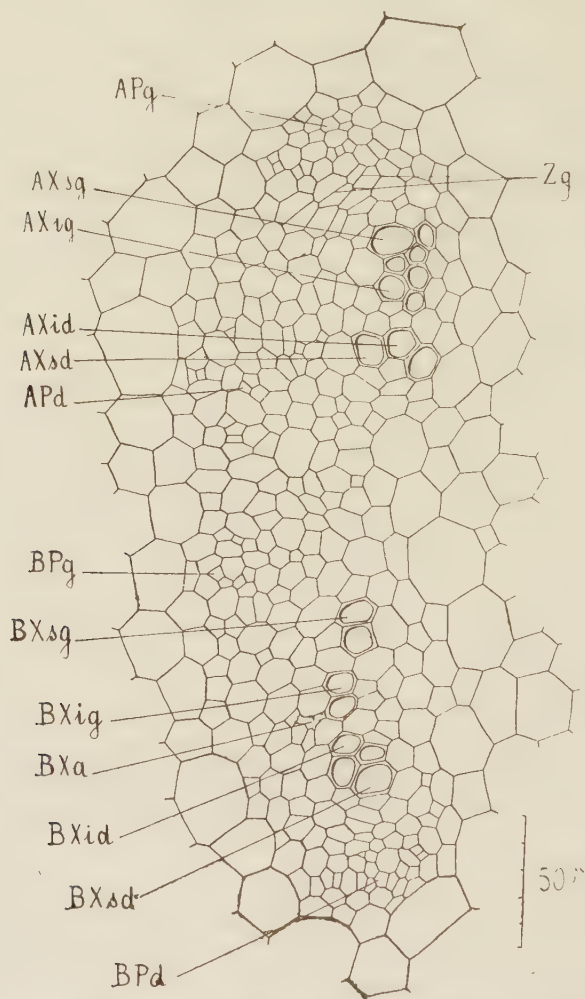


Fig. 213. — *Calendula officinalis* (même plantule). — Base du cotylédon bifurqué, convergents A et B; *BXa*, lacune résultant de la destruction du xylème alterne du convergent B; *AXid*, *AXiq*, *BXid*, *BXiq*, xylème intermédiaire; *AXsd*, *AXsq*, *BXsd*, *BXsq*, xylème superposé; *APd*, *APq*, *BPd*, *BPq*, fascicules criblés; *Zg*, cloisons secondaires.

et le plan médian sont entièrement confondus et constituent ensemble un groupe criblé de dimensions réduites (fig. 215). Les deux autres fascicules de phloème de ces deux convergents sont fusionnés avec ceux des deux systèmes libéro-ligneux intercotylédonaire. Chacun des

deux fascicules criblés du convergent médian correspondant au cotylédon normal se confond également avec le phloème du système cribro-vasculaire intercotylédonaire situé du même côté ; l'un d'entre eux, toutefois, est encore distinct au niveau de la fig. 215, mais la fusion se réalise dans les coupes immédiatement inférieures. Le phloème comprend alors deux larges arcs coupés en leur milieu par le plan intercotylédonaire et un groupe criblé très réduit situé dans le plan médian du cotylédon bifurqué.

Plus bas (fig. 216), l'un des deux groupes vasculaires correspondant aux deux convergents du cotylédon dichotome s'accélère au point de ne plus être représenté que par des vaisseaux superposés. Simultanément le groupe criblé médian s'unit à l'un des deux larges arcs criblés latéraux. Enfin, les vaisseaux superposés prolongeant vers le

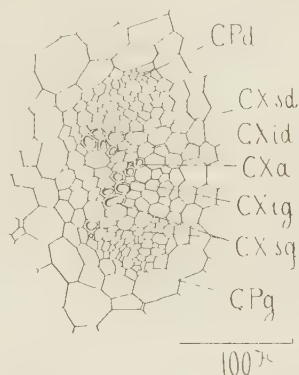
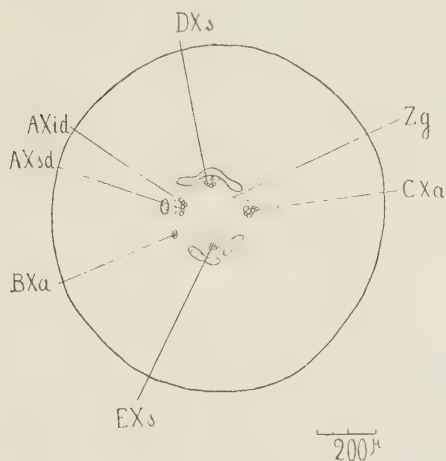
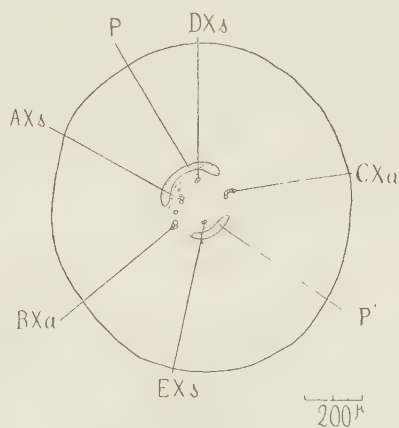


Fig. 214. — *Calendula officinalis* (même plantule). — Base du cotylédon normal, convergent C; *CXa*, xylème alterne; *CXid*, *CXig*, xylème intermédiaire; *CXsd*, *CXsg*, xylème superposé; *CPd* et *CPg*, fascicules criblés.



215



216

Fig. 215 et 216. — *Calendula officinalis* (même plantule). — Partie supérieure de la tige (le niveau de la fig. 215 est le plus élevé); *DXs* et *EXs*, groupes vasculaires superposés intercotylédonaire; *P* et *P'*, groupes criblés.

bas le xylème du convergent accéléré vont se juxtaposer avec ceux du convergent adjacent. Les deux systèmes vasculaires intercotylé-

donaires se rapprochent également des deux groupes xylémiques médians. Toutes ces modifications se produisent dans le tiers supérieur de la tigelle. A partir de ce niveau, on n'observe plus que deux groupes vasculaires centripètes diamétralement opposés dans le plan médian et alternant avec les deux arcs criblés. Cette structure diarche se maintient jusqu'au sommet de la racine.

Dans la série des anomalies décrites, cette plantule se place, d'après sa structure, entre la schizocotylie simple (c'est-à-dire n'affectant qu'un cotylédon) et la tricotylie typique.

Suivant que l'on considère la tricotylie comme le résultat d'une évolution progressive ou au contraire comme la réapparition accidentelle d'un type d'organisation plus primitif, on doit interpréter la présence de deux convergents dans le cotylédon bifurqué et le secteur correspondant du sommet de la tigelle soit comme une tendance à la tricotylie, soit comme un acheminement par réduction vers la constitution dicotylée habituelle. L'asymétrie phyllotaxique du premier verticille foliaire épicotylé résulterait elle-même soit d'une tendance à l'organisation du verticille trimère caractéristique de la tricotylie parfaite, soit d'une réduction incomplète au type dimère. Si l'on étend les mêmes interprétations à la plantule tout entière, on doit considérer celle-ci comme formée, soit de deux phyllorhizes dont l'une serait complètement dédoublée vers le haut, soit de trois phyllorhizes dont deux seraient partiellement syncotyles et intimement fusionnées par leurs systèmes conducteurs dans toute leur portion rhizaire et sur la plus grande partie de leur portion caulaire.

CHAPITRE V

La polycotylie et la syncotylie chez *Raphanus sativus* L.

La production fréquente d'embryons anormaux chez le *Raphanus sativus* L. est un fait connu depuis longtemps [cf. 158, 151, 152, etc.]. J'ai étudié quelques germinations de cette espèce offrant l'une des anomalies suivantes : tétracotylie, tricotylie, disyncotylie.

Plantule a (tétracotyle). — Cette germination présentait quatre cotylédons de forme normale dont les pétioles étaient soudés latéralement près de leur base ; pour deux d'entre eux, cette soudure se prolongeait même jusqu'au limbe.

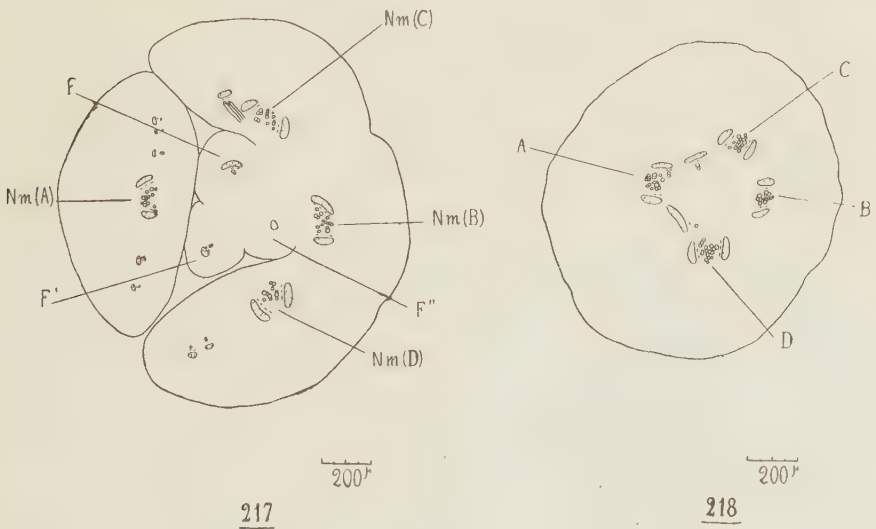


Fig. 217 et 218. — *Raphanus sativus* L., plantule a (tétracotyle). — Région basilaire des cotylédons (fig. 217) et sommet de la tigelle (fig. 218) ; Nm (A), Nm (B), Nm (C), Nm (D). nervures médianes des quatre cotylédons formés respectivement par les quatre convergents A, B, C et D ; F, F', F'', premières feuilles épicotylées

Une section transversale de leur région basilaire (fig. 217) montre que chacun d'eux est muni dans son plan médian, comme les cotylédons de la plantule normale, d'un convergent faiblement accéléré.

Le développement de ces quatre convergents médians (A, B, C, D) est déjà parvenu à la phase superposée.

Dans le cotylédon auquel correspond le convergent A on observe, en outre, des groupes libéro-ligneux latéraux représentant ceux qui existent souvent au même niveau dans la germination normale. Ces groupes libéro-ligneux sont absents dans le cotylédon auquel correspond le convergent B et ils existent d'un côté seulement dans les deux autres cotylédons. On sait que ces variations dans le nombre et la disposition des fascicules conducteurs latéraux peuvent se produire également dans la plantule dicotylée.

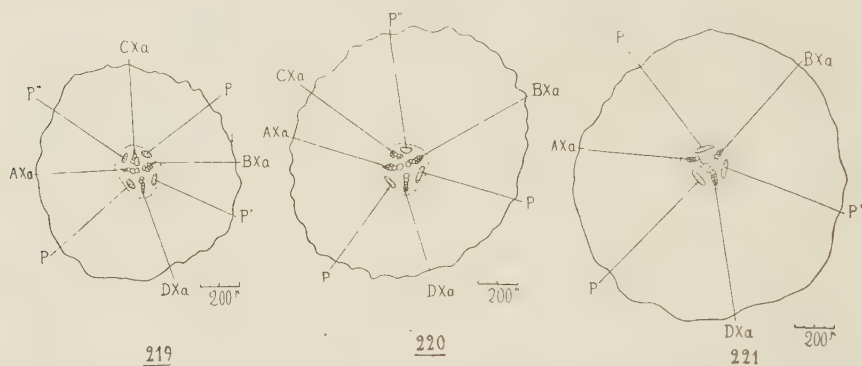


Fig. 219, 220 et 221. — *Raphanus sativus*, plantule a. — Tigelle: régions moyenne (fig. 219), inférieure (fig. 220) et base (fig. 221): AXa, BXa, CXa, DXa, xylème alterne; P, P', P'', P''', groupes criblés.

Les bases cotylédonaire cohérentes enveloppent les ébauches des premières feuilles épicotylées. Celles-ci sont au nombre de trois et dans chacune d'elles existe un groupe libéro-ligneux médian en cours de différenciation dont le développement n'est pas également avancé dans les trois ébauches foliaires.

Au sommet de la tigelle (fig. 218), les quatre unités conductrices médianes sont largement séparées et les fascicules libéro-ligneux latéraux sont complètement confondus avec les ailes de ces dernières.

Les deux espaces de conjonctif situés respectivement entre les convergents A et C et entre A et D présentent chacun un groupe cribro-vasculaire en cours de différenciation se continuant plus haut dans le système conducteur de la feuille épicotylée située dans la position correspondante.

Vers le milieu de la tigelle (fig. 219), les quatre convergents médians sont confondus par le phloème et distincts par le xylème. L'accélération basifuge étant sensiblement nulle à ce niveau, les quatre

groupes vasculaires sont formés exclusivement de vaisseaux centripètes ; ils sont disposés selon quatre plans à peu près perpendiculaires.

Dans la partie inférieure de la tige hypocotylée (fig. 220), l'un des quatre groupes criblés est absent et les xylèmes alternes voisins AXa et CXa sont à proximité l'un de l'autre.

A la base de la tigelle (fig. 221) et dans la racine, le xylème centripète CXa est supprimé ; les trois autres groupes vasculaires sont disposés aux sommets d'un triangle équilatéral et alternent avec trois groupes criblés égaux.

Cette plantule est une tétracotyle vraie, formée de quatre phyllorhizes. Les cotylédons, munis chacun d'un convergent médian faiblement accéléré, offrent la même constitution fondamentale que ceux de la germination normale et on doit leur attribuer la même valeur. Toutefois il ne s'agit pas d'une tétracotylie parfaite : les deux unités conductrices médianes de deux phyllorhizes adjacentes se réduisent vers le bas à un seul convergent de sorte que la tétrarchie, réalisée typiquement du sommet de la tigelle au sommet radiculaire dans les tétracotyles complètes, n'existe ici que dans les régions moyenne et supérieure de la tige hypocotylée.

Plantule b (tricotyle). — La germination b (fig. 222) présente trois cotylédons de taille légèrement inégale mais de forme semblable, pétiolés, séparés jusqu'à la base, à limbe large et légèrement bilobé au sommet. Le mode de nervation est le même pour ces trois cotylédons : il comporte seulement un système conducteur médian duquel se séparent, à diverses hauteurs, à droite et à gauche, des fascicules latéraux.

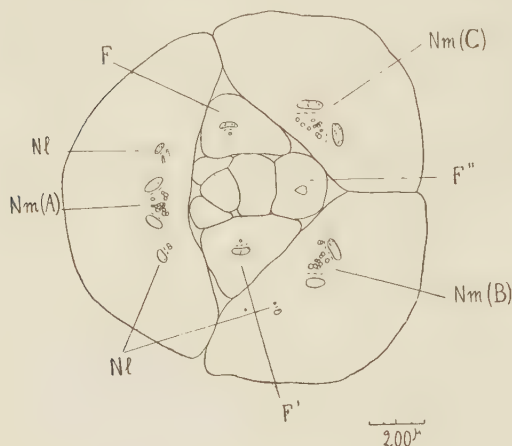
Près de leur base (fig. 223), les trois cotylédons présentent en coupe transversale la même constitution que ceux de la plantule normale au même niveau. Chacun d'eux présente un convergent médian faiblement accéléré et dont le développement est parvenu à la phase superposée. On observe en outre deux fascicules libéro-ligneux latéraux dans le cotylédon auquel correspond le convergent A. Une nervure latérale existe également à gauche du convergent B, dans l'un des cotylédons voisins.

Dans les trois angles que forment par leur face interne les bases cotylédonaires juxtaposées sont disposées trois ébauches foliaires épicotylées présentant chacune dans leur plan médian un groupe libéro-ligneux en voie de différen-

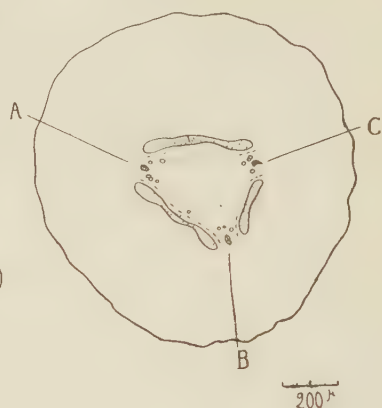


Fig. 222. — *Raphanus sativus*, plantule b (tricotyle).

ciation. L'espace compris entre celles-ci et le cotylédon correspondant au convergent A est occupé par quatre petits massifs méristématiques représentant, l'un, le mamelon végétatif, les trois autres, des ébauches foliaires récentes encore à peine individualisées.



223



224

Fig. 223 et 224. — *Raphanus sativus*, plantule b. — Fig. 223: région basilaire des cotylédons; *Nm* (A), *Nm* (B), *Nm* (C). nervures médianes cotylédonaires (convergentes A, B, C); *Nl*, nervures latérales; *F*, *F'*, *F'''*, premières feuilles épicotylées. — Fig. 224: sommet de la tigelle; A, B, C, les trois convergents unis latéralement par des éléments de phloème de différenciation récente.

Au sommet de la tigelle (fig. 224), les trois convergents sont unis latéralement par des éléments criblés de différenciation récente. Le phloème forme ainsi trois bandes allongées inégales assez larges à leurs extrémités, minces dans leur partie moyenne, et disposées comme les côtés d'un triangle isocèle. Les trois xylèmes médians sont situés aux sommets de ce triangle: ils sont formés de vaisseaux alternes nombreux partiellement détruits accompagnés d'un faible nombre d'éléments intermédiaires et superposés. Il existe également un vaisseau superposé dans l'un des trois plans intercotylédonaires: il représente la trace vasculaire médiane de l'une des premières feuilles épicotylées.

A la base de la racine (fig. 225), les trois convergents, dont le développement n'a pas encore atteint la phase superposée, sont unis à la fois par le phloème et les éléments les plus récents de leur xylème. Le groupe criblé compris entre BXa et CXa est beaucoup plus réduit que les deux autres et les trois groupes vasculaires alternes confluent

vers le centre dessinent une figure en Y. Cette disposition triarche légèrement dissymétrique se maintient le long de la racine.

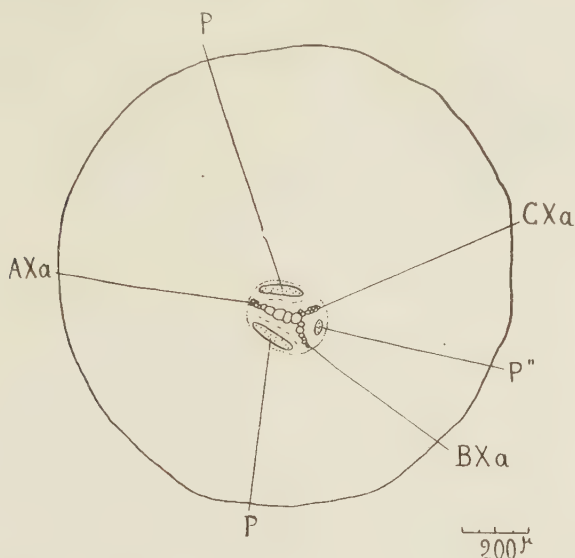


Fig. 225. — *Raphanus sativus*. — Base de la racine; *AXa*, *BXa*, *CXa*. xylème alterne; *P*, *P'*, *P''*. groupes criblés.

Les cotylédons de cette plantule sont exactement comparables par leur forme et leur structure à ceux de la germination normale : il s'agit donc d'une vraie tricotylie. Mais, les trois phyllorhizes ne sont pas tout à fait égales entre elles, comme le montre la largeur plus grande de l'un des cotylédons et la disposition légèrement dissymétrique des trois convergents dans la tigelle et la racine.

Plantule c (tricotylie incomplète avec syncotylie totale pour deux cotylédons). — La structure de cette plantule a déjà été étudiée en détail dans la deuxième partie (pp. 131 à 133, fig. 134 à 137 inclusivement). Elle présentait deux cotylédons (fig. 226) de valeur différente : l'un normal, muni d'un convergent médian faiblement accéléré ; l'autre beaucoup plus large et de nature double, pourvu de deux convergents faiblement accélérés ayant la valeur de nervures médianes et



Fig. 226. — *Raphanus sativus*, plantule *c*. — A. cotylédon normal; B. cotylédon double.

disposés respectivement à droite et à gauche du plan de symétrie. Ces trois systèmes conducteurs sont représentés sur presque toute la longueur de la tigelle, mais près de la base de celle-ci, l'un des convergents correspondant au cotylédon double s'accélère et s'éteint de sorte que



Fig. 227. — *Raphanus sativus*, plantule *d* (disyncotyle).

la racine est diarche. Cette plantule est une tricotyle dont l'un des cotylédons est libre tandis que les deux autres sont intimement soudés sur toute leur longueur ; il s'agit, de plus, d'une tricotylie incomplète, comme le montre la réduction de la « triarchie » à la « diarchie » vers la base de la tigelle.

Plantule *d* (disyncotyle avec convergent intercotylédonaire). — Cette germination (fig. 227) présente un seul cotylédon très large, pétiolé, divisé à son sommet par un sillon en deux lobes égaux et symétriques, eux-mêmes légèrement échancrés en leur milieu. Chaque lobe est muni suivant sa ligne médiane d'une puissante nervure ramifiée. Il existe en outre des nervures plus faibles sur les bords libres des deux lobes et dans le plan d'union de ces derniers. Le pétiole est fortement replié en gouttière.

Une section transversale de la région basilaire du cotylédon (fig. 228) montre deux convergents dont le développement faiblement accéléré est parvenu à la phase superposée. Plusieurs éléments de xylème alterne sont visibles dans chacun d'eux. Ces convergents correspondent aux deux fortes nervures occupant le milieu des deux lobes. Par leur structure et la faible accélération de leur développement, celles-ci sont semblables aux deux convergents de la plantule normale et ont la valeur de nervures médianes. Il existe en outre près de chaque bord du cotylédon un groupe libéro-ligneux latéral assez développé correspondant à une nervure latérale d'un cotylédon normal. Plus près du bord encore, on observe un ou deux petits fascicules marginaux qui se raccordent vers le bas avec le groupe latéral situé du même côté. Un autre fascicule libéro-ligneux très grêle se trouve entre le groupe latéral et le convergent voisin, et se confond inférieurement avec l'un ou l'autre de ceux-ci. Enfin, dans le plan de symétrie, existe un groupe cribro-vasculaire très réduit qui se raccorde plus bas à l'un des convergents voisins. Au niveau du nœud, l'appareil conducteur cotylédonaire comprend donc seulement deux convergents faiblement accélérés constituant les nervures médianes des deux lobes et deux groupes libéro-ligneux la-

léraux. Ces derniers se rapprochent l'un de l'autre dans le plan de séparation des deux bords du cotylédon.

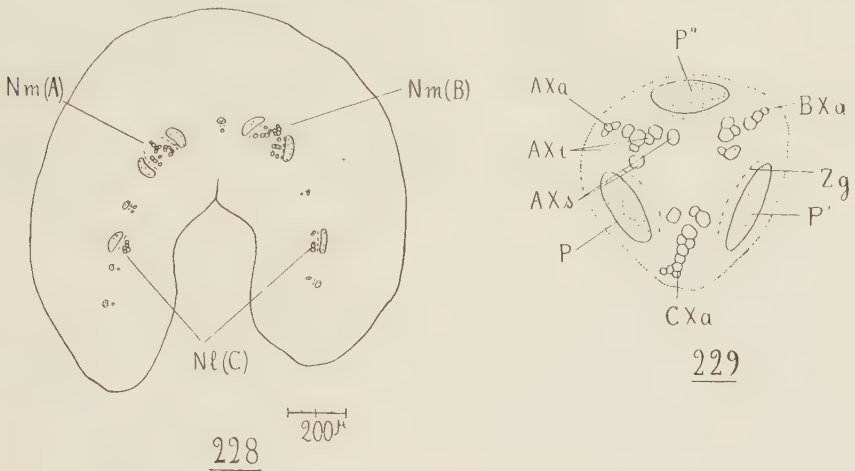


Fig. 228 et 229. — *Raphanus sativus*, plantule *d.* — Coupe transversale près de la base cotylédonaire (fig. 228) et dans la partie supérieure de la tige hypocotylée (assez loin du sommet, fig. 229); Nm (A) et Nm (B), nervures médianes correspondant aux deux cotylédons soudés et constituées par les convergents A et B; Nl (C), nervures latérales (correspondant au convergent C); P, P', P'', groupes criblés; AXa, BXa, CXa, xylème alterne; AXt, AXs, xylèmes intermédiaire et superposé du convergent A; Zg, cloisons secondaires.

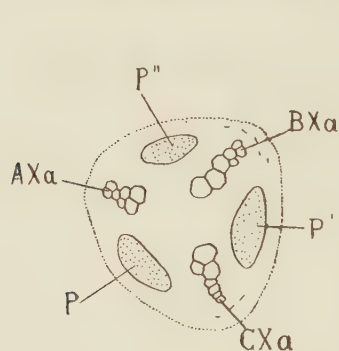
Dans l'épicotyle commence à peine à se différencier un groupe libéro-ligneux correspondant à la première feuille épicotylée encore à l'état d'ébauche.

Les coupes transversales de la partie supérieure de la tige (fig. 229) montrent trois convergents soudés par leurs fascicules criblés qui constituent trois groupes de phloème à peu près égaux. Leurs xylèmes sont disposés aux sommets d'un triangle équilatéral et présentent le même degré d'accélération. Deux de ces convergents (A et B) correspondent aux nervures médianes des deux lobes cotylédonaire, le troisième aux deux groupes libéro-ligneux latéraux.

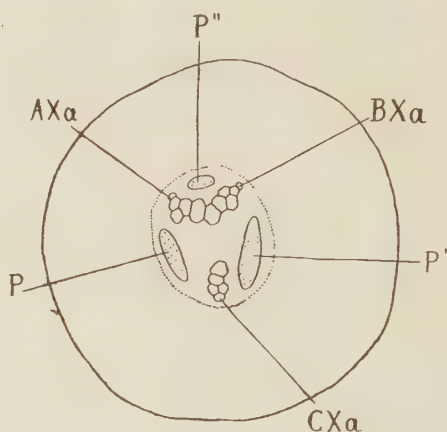
Cette structure triarche symétrique se retrouve à la base de la tige (fig. 230) sans autre modification qu'un état de développement moins avancé des groupes criblés et vasculaires.

Dans la racine (fig. 231) on observe, de haut en bas, une réduction progressive du groupe criblé compris entre les xylèmes alternes AXa et BXa et ceux-ci se rapprochent peu à peu l'un de l'autre de sorte que la structure triarche devient de plus en plus dissymétrique à mesure que l'on s'approche de la région de croissance.

La structure de cette plantule permet de la considérer comme une disyncotyle. Le cotylédon en apparence simple est en réalité de nature double, chaque moitié présentant la même constitution fondamentale que les cotylédons de la plantule normale. Les systèmes cotylédonaire



230



231

Fig. 230 et 231. — *Raphanus sativus*, plantule d. — Base de la tigelle (fig. 230) et radicule (fig. 231).



Fig. 232. - *Raphanus sativus*, plantule e (autre exemple de disyncotylie).

latéraux situés du côté de la symphyse ont subi une réduction corrélative de la syncotylie et sont confondus en un seul groupe libéro-ligneux disposé suivant la ligne de soudure. Les deux phyllorhizes constitutives de la plantule présentent chacune un convergent médian faiblement accéléré, comme dans le cas général. Il existe en outre dans la tigelle et la racine un convergent intercotylédonaire qui prend la disposition superposée juste au-dessous de la base du cotylédon et se continue supérieurement dans les nervures situées près des bords de ce dernier.

Plantule e (disyncotyle dépourvue de convergent intercotylédonaire). — Cette plantule (fig. 232) possédait un seul cotylédon très large divisé à son sommet par un sillon en deux lobes égaux présentant eux-mêmes une légère échancrure médiane. Chaque lobe est parcouru par une forte nervure médiane ramifiée. Les deux bords du cotylédon sont soudés dans la partie inférieure qui forme un tube autour de l'épicotyle (fig. 233).

Une coupe transversale faite au sommet de la tigelle (fig. 234) montre deux convergents (A et B) complètement séparés dont le développement, faiblement accéléré, est parvenu à la phase superposée. Ils correspondent respectivement aux nervures médianes des deux lobes cotylédonaire et ont la valeur de convergents médians. On observe entre eux un groupe criblé très réduit en voie de différenciation (fm) qui se continue supérieurement dans l'épicotyle et la première feuille épicotylée encore à l'état d'ébauche.

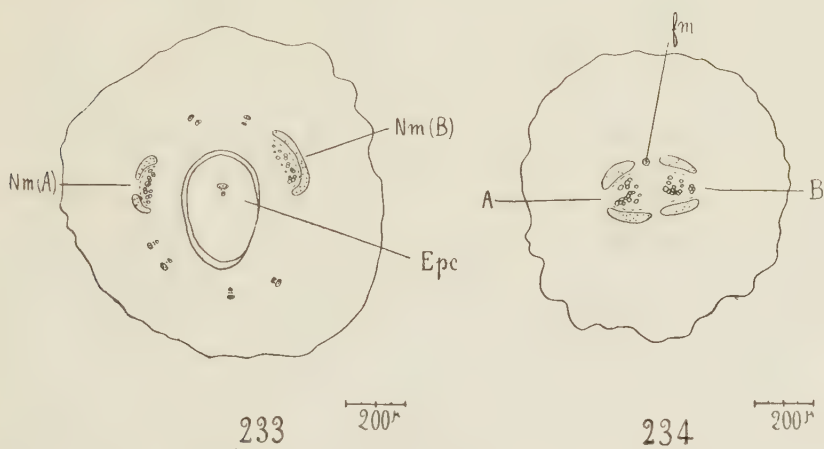


Fig. 233 et 234. — *Raphanus sativus*, plantule e: — Fig. 233: région basilaire du cotylédon; Nm (A) et Nm (B), nervures correspondant au plan médian des deux lobes et formées par les convergents A et B; Epc, tige épicotylée. — Fig. 234: sommet de la tigelle; fm, trace médiane de la première feuille épicotylée.

A une faible hauteur au-dessus de la base du cotylédon (fig. 233), les deux convergents ont une structure plus évoluée : les deux fascicules criblés du convergent B sont unis latéralement de sorte que ce convergent est formé uniquement d'éléments superposés. Les deux fascicules de phloème du convergent A sont distincts, mais son xylème est complètement dépourvu d'éléments nettement alternes. Il existe également au même niveau plusieurs petits fascicules libéro-ligneux qui se raccordent avec les convergents médians au voisinage immédiat de la base cotylédonaire.

Au-dessous du sommet de la tigelle, le groupe criblé représentant la trace médiane de la première feuille épicotylée s'éteint et les deux convergents s'unissent par leur phloème (fig. 235).

Dans la région moyenne de la tigelle (fig. 236), le cylindre central présente donc deux arcs criblés alternant avec deux groupes vasculaires. Le développement de ceux-ci n'a pas encore dépassé la phase

alterne et ils sont unis au centre de la coupe par leurs éléments les plus récents. Cette disposition diarche se maintient vers le bas tout le long de la tigelle et de la racine.

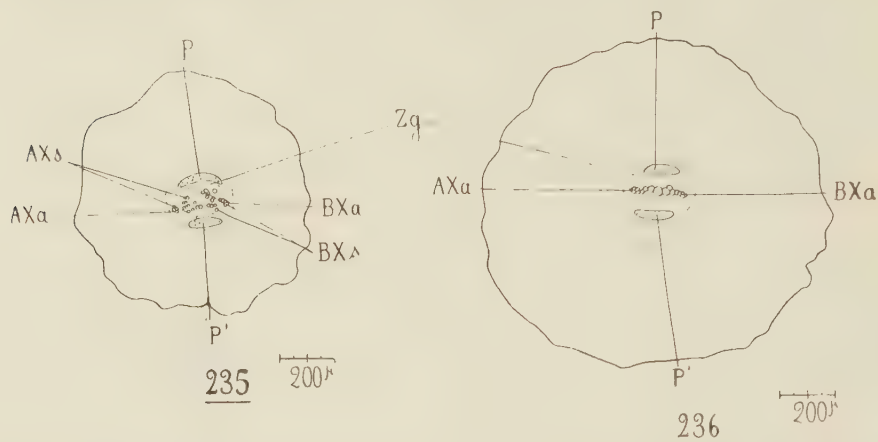


Fig. 235 et 236. — *Raphanus sativus*, plantule *e*. — Partie supérieure (fig. 235) et moyenne (fig. 236) de la tigelle; *P* et *P'*, groupes criblés; *AXa*, *BXa*, xylème alterne; *AXs*, *BXs*, xylème superposé; *Zg*, cloisons secondaires.

D'après sa structure, cette plantule doit être considérée comme une *disyncotyle*. Les deux lobes cotylédonaire représentent deux cotylédons soudés latéralement presque sur toute leur longueur. Chacun d'eux offre en effet la même constitution que l'un ou l'autre des cotylédons de la plantule normale. L'appareil conducteur de la tigelle et de la racine est formé seulement de deux convergents dont l'accélération basifuge est faible : ils représentent les deux unités conductrices médianes des deux phyllorhizes constitutives de la plantule.

CHAPITRE VI

Polycotylie, syncotylie et monocotylie chez *Centranthus ruber* DC.

Un nombre considérable de plantules polycotylées de *Centranthus ruber* DC. a été décrit en 1920 par D. BEXON [10]. Ces anomalies se répartissaient ainsi : 39 hémitricotyles, 38 tricotyles, 5 hémitétracotyles, 4 tétracotyles. L'abondance de ce matériel a permis à BEXON de faire une étude très intéressante des divers degrés de polycotylie compris entre l'hémitricotylie et la tétracotylie. Dans certaines plantules hémitricotyles, l'un des cotylédons se rapprochait étroitement, par sa structure et le comportement de son système conducteur médian dans la partie hypocotylée, des « cotylédons subsidiaires » décrits par HILL et DE FRAINE chez les Gymnospermes [115] et les Protéacées [116]. Dans le même mémoire, BEXON étudie également, mais d'une façon plus sommaire, des exemples de trisyncotylie et de disyncotylie.

Le *Centranthus ruber* se montrant très favorable à la production de plantules anormales, j'ai fait moi-même de nombreux semis de cette espèce dans l'espoir d'obtenir des anomalies d'un type nouveau qui pourraient compléter la série étudiée par BEXON. Or, parmi les germinations anormales assez nombreuses que j'ai recueillies, se trouve effectivement un cas nouveau qu'il me paraît intéressant de décrire avec quelque détail. Il s'agit d'une plantule présentant une véritable monocotylie : elle constitue le type d'anomalie le plus simple de tous ceux qui sont examinés dans ce mémoire.

Plantules a (tricotyle) et b (disyncotyle). — Je me bornerai à indiquer très sommairement la constitution de ces deux plantules parce que des types analogues ont déjà été décrits par BEXON.

La plantule *a* (fig. 237) présente trois cotylédons semblables par leur forme et leurs dimensions à ceux de la plantule normale. Deux



Fig. 237. — *Centranthus ruber* DC., plantule *a* (tricotyle).

d'entre eux sont soudés latéralement sur une assez faible longueur dans leur partie inférieure. Une section transversale faite près de leur base (fig. 238) montre trois convergents dont le développement

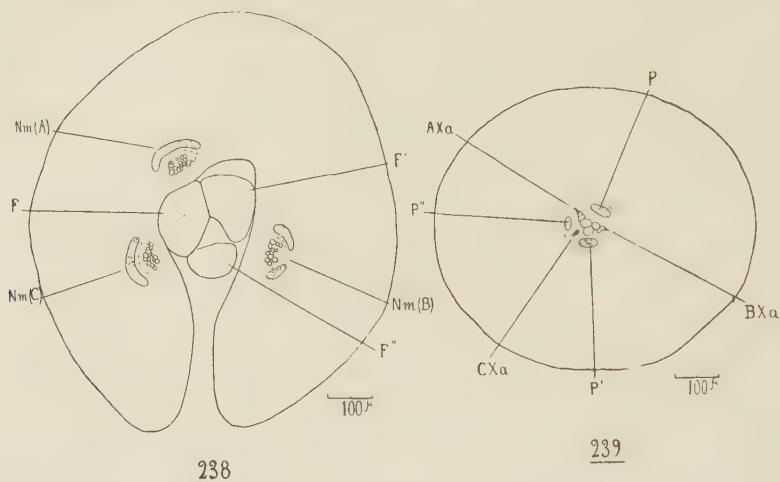


Fig. 238 et 239. — *Centranthus ruber*, plantule *a*. — Fig. 238: coupe transversale des cotylédons près de la base; Nm (A), Nm (B), Nm (C), nervures médianes (convergentes A, B, C); F, F', F'', premières feuilles épicotylées. — Fig. 239: région moyenne de la tige hypocotylée; AXa, BXa, CXa, xylème alterne; P, P', P'', phloème.

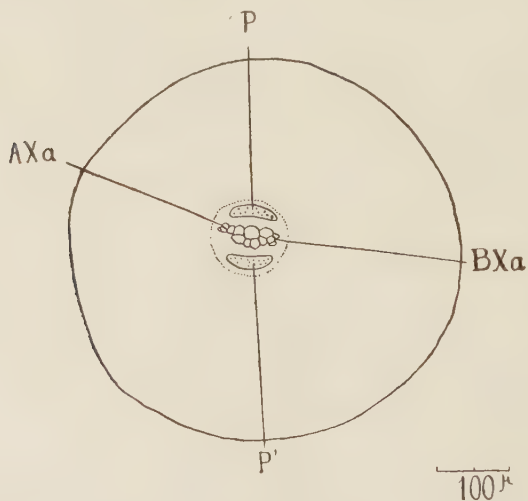


Fig. 240. — *Centranthus ruber*, plantule *a*: base de la tige hypocotylée.

est parvenu à la phase superposée : ils constituent les nervures médianes des trois cotylédons. Comme dans la plantule normale, il n'existe pas de nervures latérales à la base cotylédonaire : celles-ci ne sont re-

présentées qu'un peu plus haut où elles se détachent de la nervure médiane. Les feuilles épicotylées, encore à l'état d'ébauches méristématiques, sont au nombre de trois, légèrement inégales, et alternent avec les cotylédons. Au sommet de la tigelle les trois convergents médians se montrent faiblement accélérés comme les deux unités conductrices de la plantule dicotylée. La disposition triarche se maintient dans la région moyenne de la tige hypocotylée (fig. 239) mais fait place à la disposition diarche vers la base de la racine (fig. 240). Cette plan-



Fig. 241. — *Centranthus ruber*, plantule *b* (di-syncotyle).

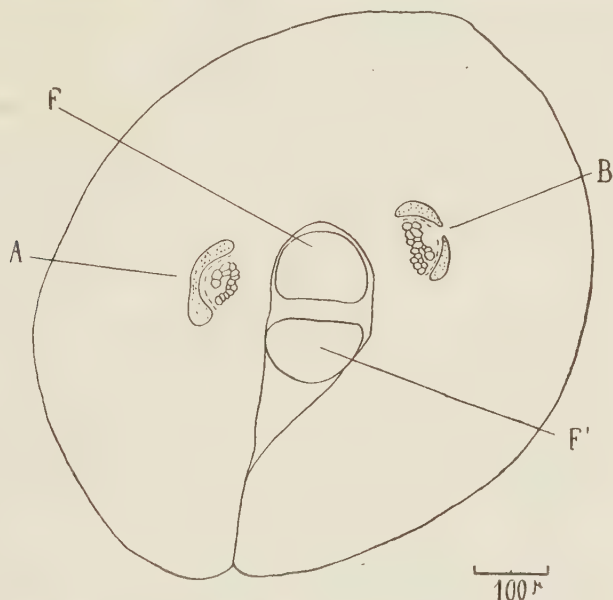
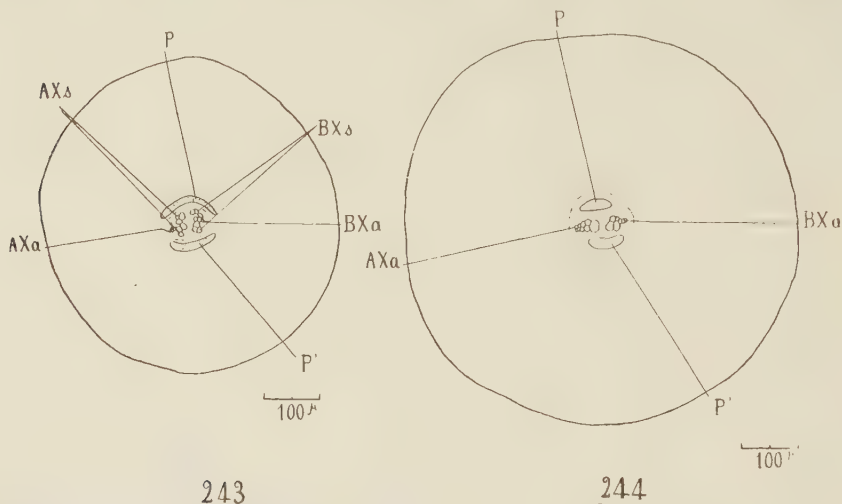


Fig. 242. — *Centranthus ruber*, plantule *b*. — Coupe près de la base cotylédonaire; A et B, convergents médians constituant les deux nervures; F, F', feuilles épicotylées.

tule est une tricotyle incomplète avec syncotylie très légère pour deux cotylédons. Elle représente un type d'anomalie très répandu chez le *C. ruber*.

La plantule *b* (fig. 241) présentait un seul cotylédon non divisé, replié en étui à la base, presque deux fois plus large que ceux de la germination normale et muni de deux nervures principales ramifiées latéralement. Une coupe transversale faite à sa base (fig. 242) montre deux convergents parvenus à la phase superposée correspondant aux deux unités conductrices de la plantule dicotylée. Les feuilles épicotylées, au nombre de deux, sont encore entièrement formées de méristème. Dans la tigelle (fig. 243 et 244) et la racine, la structure est la

même que dans la germination normale. Cette plantule est une dicotyle dont les deux cotylédons sont soudés d'un bout à l'autre par un bord.



243

244

Fig. 243 et 244. — *Centranthus ruber*, plantule *b*. — Fig. 243: partie supérieure de la tigelle; *AXα*, *BXα*, xylème alterne; *AXs*, *BXs*, xylème superposé; *P*, *P'*, phloème. — Fig. 244: base de la tigelle.

Plantule *c* (monocotyle avec faible schizocotylie). — La plantule *c* (fig. 245) présente un seul cotylédon replié en gouttière à la base et divisé supérieurement en deux lobes égaux et symétriques. Il est parcouru dans sa moitié inférieure par une nervure médiane qui se continue plus haut par deux branches égales se dirigeant dans le plan médian des deux lobes. Entre la base cotylédonaire et le point où elle se bifurque, cette nervure médiane émet, selon le mode penné, deux paires de nervures latérales dont les ramifications s'anastomosent.



Fig. 245. — *Centranthus ruber*, plantule *c* (monocotylie avec faible schizocotylie).

Une section transversale faite dans la région basilaire de la tigelle (fig. 246) montre un cylindre central contenant un seul groupe criblé (*P*) fortement incurvé en arc et un seul groupe vasculaire alterne et centripète (*AXα*) situé dans le plan médian cotylédonaire. En d'autres termes, l'appareil conducteur est réduit dans la région considérée à un seul convergent médian dont les fascicules criblés sont confondus en un seul arc de phloème et dont le développement n'a pas encore dépassé la phase alterne.

La structure est sensiblement la même dans la région basilaire de la racine (fig. 247). A mesure que l'on s'ap-

proche de la région de croissance de la racine, on constate que cette structure fait place progressivement à une organisation diarche. Le groupe criblé primitivement simple s'amincit puis s'interrompt dans sa partie moyenne. Dans l'espace de conjonctif compris entre les deux petits groupes de phloème ainsi isolés apparaît progressivement un second groupe de xylème alterne et centripète **BXa** opposé au premier (**AXa**) avec lequel il forme une bande vasculaire diamétrale (fig. 248).

Si l'on considère des plans transversaux de plus en plus élevés dans la tigelle, on constate que le développement du convergent médian unique existant dans la région inférieure de celle-ci s'accélère assez rapidement. Le nombre des vaisseaux centripètes se réduit progressivement et leur membrane présente des signes d'altération de plus en plus marqués. Le xylème superposé, encore indifférencié vers la base de la tigelle, se montre déjà bien développé dans la partie supérieure (**AXs**, fig. 249) et comprend un nombre de vaisseaux encore bien plus grand vers le sommet (**AXs**, fig. 250). L'arc de phloème s'amincit de bas en haut dans sa région médiane puis se scinde au voisinage du nœud cotylédonaire en deux fascicules situés respectivement à droite et à gauche du plan médian.

À la base cotylédonaire (fig. 251 et 252), cette accélération basifuge est encore plus accusée. Les deux fascicules de phloème du convergent sont unis l'un à l'autre grâce à la différenciation de nouveaux éléments criblés au voisinage du plan médian, du côté de la face inférieure du cotylédon. Le phloème constitue ainsi une bande à bords dilatés, à

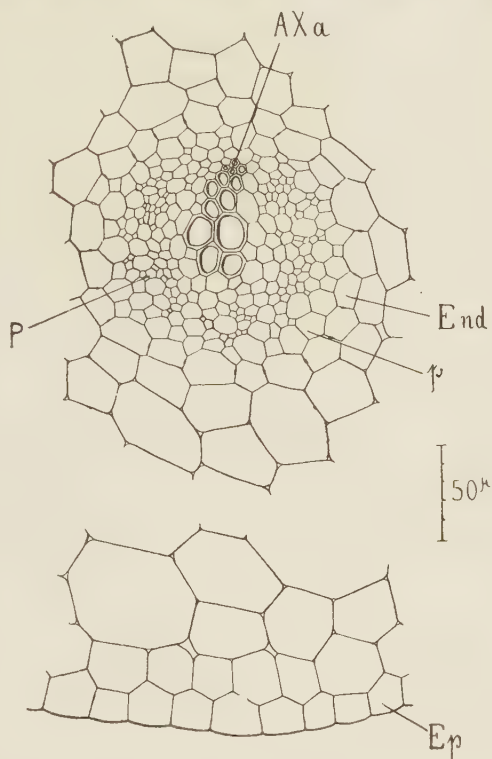


Fig. 246. — *Centranthus ruber*, plantule c. — Région basilaire de la tigelle; **AXa**, xylème alterne et centripète; **P**, phloème; **End**, endoderme; **p**, péricycle; **Ep**, épiderme.

partie moyenne mince, incurvée en forme de fer à cheval dont la concavité est tournée du côté de la face supérieure. On observe en dedans de cet arc criblé quelques cloisons secondaires. Le xylème est formé surtout de vaisseaux superposés et dessine, comme le phloème, une

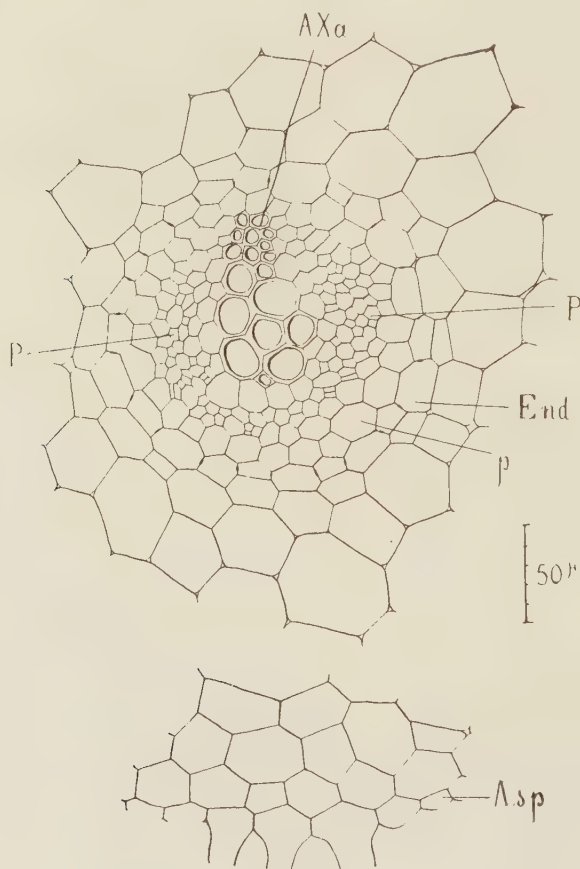


Fig. 247. — *Centranthus ruber*, plantule c. — Région basilaire de la racine: AXa, xylème alterne et centripète; Asp, assise pilifère.

figure en fer à cheval à concavité supérieure, mais il est encore possible de reconnaître au fond de cette concavité les vestiges des vaisseaux intermédiaires (peut-être même alternes) disposés selon le plan médian. La même section transversale montre le massif de méristème terminal de la tige (M) et une ébauche méristématique dans laquelle n'a encore commencé la différenciation d'aucun élément con-

ducteur. Au-dessus de la région basilaire du cotylédon, l'appareil conducteur est formé exclusivement d'éléments superposés.

En résumé, cette plantule possède un seul cotylédon légèrement schizocotyle. Elle est formée d'une seule phyllorhize à laquelle correspond dans le cotylédon, la caule et la partie la plus primitive de

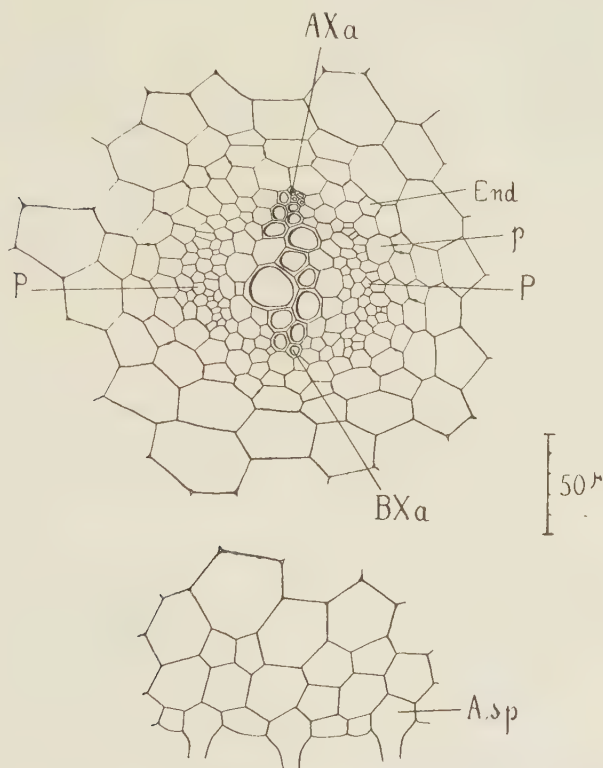


Fig. 248. — *Centranthus ruber*, plantule c. — Racine (niveau plus éloigné de la base que celui de la fig. 247) ; AXa, BXa. xylème alterne et centripète.

la rhize, un seul convergent disposé selon le plan médian (1). Ce convergent présente un développement progressivement accéléré de bas en haut et se divise dans sa partie supérieure en deux branches égales et symétriques desservant les deux lobes cotylédonaire. Ces branches sont formées d'éléments correspondant à la partie la plus évoluée du convergent dont les éléments primitifs ne se trouvent représentés qu'à

(1) On sait que G. CHAUEAUD [63] a indiqué l'existence chez une espèce indéterminée d'Ombellifère de deux convergents *complètement séparés* d'un bout à l'autre de la plantule. Ce type particulier de structure n'a pas été retrouvé depuis, mais l'organisation de la plantule monocotyle de *C. ruber* décrite ici me paraît constituer également une bonne démonstration de la valeur de la notion de convergent.

des niveaux inférieurs à celui de la bifurcation. L'apparition d'un second convergent dans la région la plus récente de la racine peut

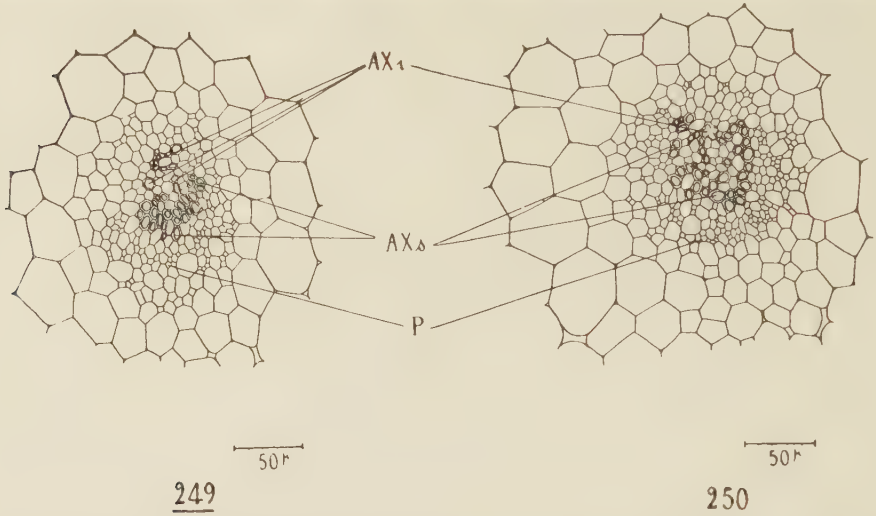


Fig. 249 et 250. — *Centranthus ruber*, plantule c. — Partie supérieure de la tige (le niveau de la fig. 250 est le plus élevé); *AXt*, xylème intermédiaire en voie de destruction, les éléments les plus primitifs, situés dans le plan médian, peuvent être considérés comme alternes; *AXs*, xylème superposé; *P*, phloème.

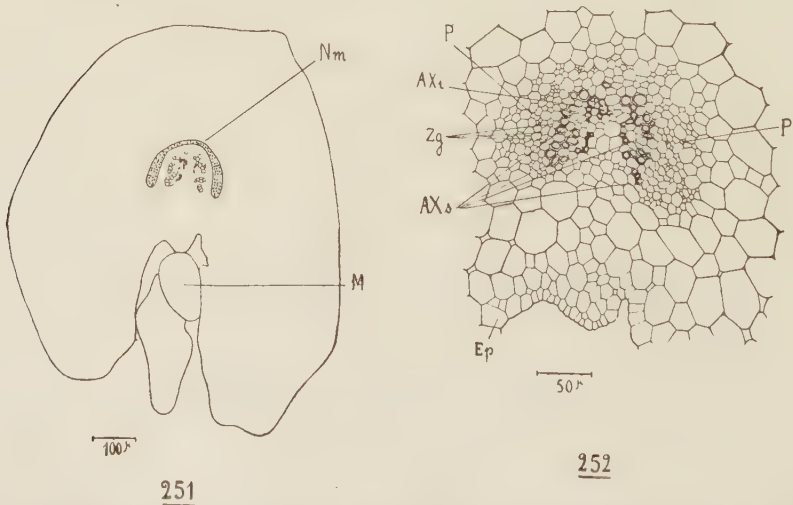


Fig. 251 et 252. — *Centranthus ruber*, plantule c. — Schéma de la région inférieure du cotylédon (fig. 251) et dessin de détail de la nervure *Nm* (fig. 252); *M*, massif méristématique terminal; *Zg*, cloisons secondaires.

être interprétée comme une sorte de retour tardif à la symétrie diarche normalement réalisée dans cette espèce.

Par l'extrême simplicité de sa constitution, cette plantule représente un type d'anomalie qui paraît très rare chez les Dicotylédones. Parmi les germinations anormales qui ont fait l'objet de publications antérieures, il n'y a à ma connaissance que deux cas qui puissent lui être comparés : l'un concerne une plantule de *Brassica oleracea* dont la morphologie et la structure ont été décrites par MONNET [153] et GUILLAUMIN [106] ; l'autre cas est celui d'un individu monocotyle de *Sinapis alba* examiné et figuré schématiquement par BEXON [11]. Encore faut-il remarquer que la germination étudiée par GUILLAUMIN était déjà trop âgée pour que l'on puisse déterminer sûrement sa constitution originelle. D'autre part, la syncotyle *c* de *Sinapis alba* décrite par BEXON paraît être une véritable monocotyle, mais d'une constitution beaucoup plus compliquée que la plantule de *Centranthus ruber* qui vient d'être étudiée et l'auteur la regarde d'ailleurs comme un cas de syncotylie.

CHAPITRE VII

Sur la signification de la schizocotylie

Il y a lieu d'examiner, à propos de la schizocotylie, l'opinion assez récemment soutenue par BUGNON [31, 34, 38, 41] à la suite de recherches sur les plantules de *Mercuriale* annuelle, de *Radis*, d'*Escholtzia californica*, et selon laquelle la tendance à la dichotomie cotylédonaire accidentelle ou normale peut être considérée, par application de la loi biogénétique de Serres, comme une tendance atavique, une sorte de rappel ontogénique du mode de ramification primitif des ancêtres.

D'après cet auteur, tel caractère des cotylédons peut être considéré avec vraisemblance comme ancestral : 1° s'il apparaît de très bonne heure au cours de leur développement embryonnaire ; 2° s'il ne semble pas en rapport avec une adaptation spéciale des feuilles cotylédonaires ; 3° s'il ne se montre plus dans les feuilles végétatives de la même plante ; 4° si les ancêtres lointains présumés le présentaient dans leurs feuilles à l'état adulte (1). Ces conditions paraissant réalisées aussi bien que possible, pour le caractère en question, dans les cas examinés, BUGNON se rallie à l'hypothèse suivant laquelle l'existence habituelle ou anormale d'une bifurcation terminale des limbes cotylédonaires ou de leur nervure médiane est un trait d'organisation ancestral, et il propose de faire intervenir ce caractère dans l'étude des rapports phylogéniques des Phanérogames. Il considère, par exemple, comme une anomalie progressive, le limbe simple des cotylédons anormaux de l'*Escholtzia californica* dont les feuilles cotylédonaires sont ordinairement bifides et au contraire comme une anomalie régressive

(1) Les ancêtres lointains auxquels ce texte fait allusion sont les Ptéridophytes. Or, dans les formes qui paraissent les plus primitives, la feuille présente, lorsqu'elle existe (*Asterorhylon Mackiei* KIDSTON et LANG, cf. [135], Pl. 52, fig. 35), la plus grande simplicité de forme et de structure. La feuille des Lycopodiales, que LIGNIER croyait devoir séparer sous le nom de phylloïde de celle des Filicales, se montre toujours simple et cette simplicité d'organisation doit être regardée comme un caractère primitif (BOWER [20]). Il en est de même chez les Equisetales (sauf *Asterocalamites* et *Pseudobornia*). Chez les Filicales, la dichotomisation paraît être le mode de ramification fondamental de la feuille et du système conducteur qui lui correspond. Mais elle n'est pas toujours primitive dans l'ontogénèse : la première feuille est quelquefois simple et munie d'une nervure médiane non dichotome (*Ceratopteris thalictroides*). La ramification se complique toujours progressivement au cours du développement individuel et on peut légitimement supposer, par application de la loi de Serres, qu'il en a été de même dans la phylogénèse.

résultant d'une tendance atavique les cotylédons dichotomes du Radis ; il est ainsi conduit à regarder les Crucifères, où la dichotomie de la nervure médiane est devenue exceptionnelle, comme manifestant un degré d'évolution plus avancé que la famille voisine des Papavéracées où cette dichotomie est encore la règle chez certaines espèces (1). Le même auteur regarde d'autre part, l'existence de la dichotomie du cotylédon ou de sa nervure médiane comme une confirmation de la théorie du mériphyte de LIGNIER (2).

BEQUEREL [5] estime que cette interprétation de la dichotomie cotylédonaire est mal fondée (3). Les ramifications dichotomes de la nervure médiane des cotylédons dans les exemples indiqués par BUGNON montrent, dès le début de leur formation, la structure superposée : les éléments conducteurs qui les constituent appartiennent donc à la dernière phase de l'évolution vasculaire (*Escholtzia californica*, voir fig. 253 à 259 inclusivement). Ontogénétiquement, ils sont postérieurs aux éléments conducteurs alternes et intermédiaires existant dans la racine et la tige hypocotylée. Les nervures dichotomes offrant ainsi la disposition vasculaire la plus récente ne peuvent représenter la disposition ancestrale la plus primitive. « Pour l'admettre, dit BEQUEREL, il faudrait faire de l'ontogénèse vasculaire à l'envers ».



Fig. 253. —
Plantule
normale
d'*Escholtzia
californica*.
Cham.

A cette objection de BEQUEREL j'ajouterai, pour ma part, les remarques suivantes [cf. 188] :

(1) BUGNON applique aussi cette interprétation de la dichotomie cotylédonaire au cas de la plantule de Ficaire [37]. Celle-ci ne serait donc pas une syncotyle, comme le pensaient STERCKX [171] et SARGANT [163], mais une hétérocotyle et justifierait ainsi une interprétation analogue à celle qui a été proposée par A. HILL [112, 113] pour les espèces géophiles de *Peperomia*. BUGNON tente également d'expliquer par la dichotomie cotylédonaire l'organisation libéro-ligneuse du cotylédon chez les espèces de Monocotylédones où cet organe présente deux faisceaux principaux symétriques par rapport au plan médian [38].

(2) On sait que d'après cette théorie [142, 144], la feuille des Filicales serait le résultat de l'appendicularisation et de la dorsiventralisation de certaines branches ramifiées (*mériphytes*) appartenant à un appareil végétatif primitivement dichotome dont les axes de divers ordres ont été appelés par LIGNIER *cauloïdes*. Si l'on admet la dérivation des Spermaphytes à partir des Filicales, leurs feuilles seraient comme celles de ces dernières d'origine mériphytique et les nervures cotylédonaires dichotomes représenteraient alors les traces des anciens cauloïdes.

(3) Cette interprétation est également rejetée par ARBER [1]. Pour cet auteur, la tendance à la dichotomie cotylédonaire ne serait pas un caractère ancestral mais un simple effet mécanique résultant du mode d'organisation particulier de l'appareil conducteur radical.

D'autre part, l'auteur d'une Note récente concernant la schizocotylie (E. W. MILLER [150]) exprime l'avis suivant : « schizocotily stands midway between dicotily and polycotily, and as in the Angiosperms the primitive structure is probably dicotily, schizocotily represents the course of evolution from dicotily to polycotily ».

1° Dans l'ignorance où nous sommes de l'action que peuvent avoir les conditions physiologiques dans la production des anomalies des

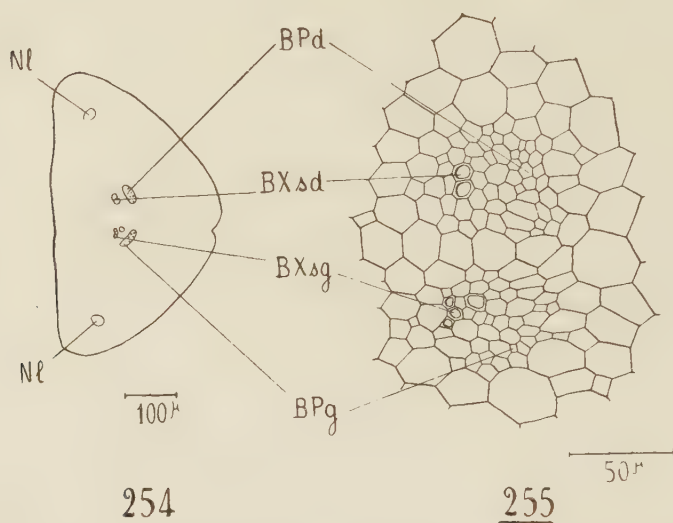


Fig. 254 et 255. — *Escholtzia californica*. — Coupe transversale d'un cotylédon immédiatement au-dessus du niveau où la nervure médiane se bifurque (mais au-dessous du niveau où le cotylédon est lui-même divisé), schéma (fig. 254) et dessin de détail des deux branches de la nervure médiane (fig. 255); *BPd*, *BPg*. fascicules criblés; *BXsd*, *BXsg*. xylème superposé; *Nl*. nervures latérales à l'état procambial.

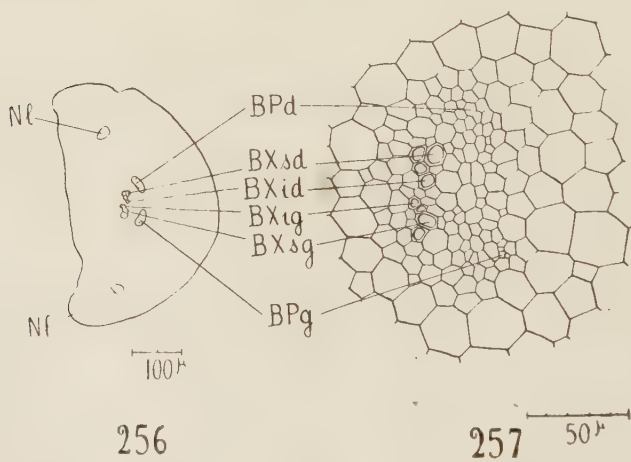


Fig. 256 et 257. — *Escholtzia californica*. — Coupe tranversale du même cotylédon entre le niveau précédent et la base, schéma (fig. 256) et dessin de détail de la nervure médiane (fig. 257); *BXid* et *BXig*. xylème intermédiaire.

cotylédons il paraît prématuré d'attribuer à celles-ci une signification phylogénique.

2° En ce qui concerne la schizocotylie proprement dite, j'ai montré (vide supra, p. 180 et p. 189 : cf. aussi [182, 186]) que non seulement les deux branches de la dichotomie de la nervure médiane offrent, dans tous les cas observés, la structure superposée, c'est-à-dire la plus évoluée de l'appareil conducteur, mais encore que le convergent médian qui leur correspond présente souvent dans son développement, à la base cotylédonaire et parfois même dans la tige hypocotylée, une

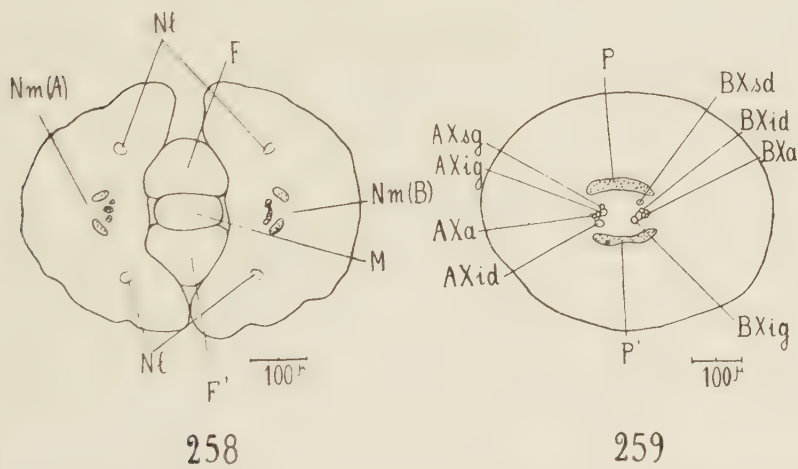


Fig. 258 et 259. — *Escholtzia californica*. — Région basilaire des cotylédons (fig. 258) et partie supérieure de la tige hypocotylée (fig. 259) ; Nm (A) et Nm (B), nervures médianes cotylédonaire formées par les convergents A et B ; F et F', premières feuilles épicotylées ; M, massif méristématique terminal ; AXid et AXig, vaisseaux intermédiaires de droite et de gauche du convergent A ; AXsg, vaisseau superposé du convergent A ; AXa et BXa, xylème alterne des convergents A et B ; P et P', phloème.

accélération basifuge beaucoup plus accusée que les convergents médians d'une plantule normale de la même espèce. La schizocotylie normale ou anormale apparaît donc comme intimement liée à un état d'évolution particulièrement avancé de l'appareil conducteur. Ces faits ne paraissent pas conciliables avec l'opinion qui attribue à la dichotomie cotylédonaire la valeur d'un caractère essentiellement primitif.

3° Pour quiconque a étudié un nombre suffisamment élevé de germinations anormales il paraît absolument incontestable que les plantules schizocotylées constituent des types d'anomalies intermédiaires entre les plantules polycotylées ou polysyncotylées et celles qui

ne possèdent que *deux cotylédons ou un seul*. Si la dichotomie cotylédonaire devait être interprétée comme une tendance atavique on serait donc amené à considérer les plantules pourvues de plusieurs *cotylédons entiers libres ou soudés* et possédant chacun *une nervure médiane non dichotome* comme des *types encore plus primitifs que les plantules schizocotyles*. Mais il paraît actuellement impossible de tirer des faits des raisons probantes en faveur de cette hypothèse.

CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE

L'étude des plantules anormales décrites dans cette troisième partie conduit aux conclusions suivantes dont l'application doit être, au moins provisoirement, réservée aux espèces présentant normalement la disposition cruciforme.

1° Tous les cas d'anomalies examinés peuvent être ramenés à quatre types fondamentaux (polycotylie, syncotylie, schizocotylie, monocotylie) reliés par des intermédiaires. Dans la *polycotylie*, chaque unité cotylédonaire présente la même constitution fondamentale que l'un ou l'autre des deux cotylédons de la plantule normale. La germination polycotyle est formée d'autant de phyllorhizes qu'elle possède de cotylédons. Dans la partie hypocotylée, chacun des secteurs délimités par le croisement des plans intercotylédonaires présente typiquement la même structure que les deux secteurs correspondants de la germination dicotylée mais les tissus ont une extension moindre dans le sens tangentiel. Les cas les plus fréquents sont la tricotylie et la tétracotylie. Dans la *syncotylie*, deux ou plusieurs cotylédons constitués comme ceux de la plantule normale sont soudés latéralement sur une longueur plus ou moins grande, parfois jusqu'au sommet, les convergents médians qui leur correspondent restant distincts au moins par la partie primitive de leur xylème. Les cas les plus couramment observés sont, par ordre de fréquence, la disyncotylie et la trisyncotylie (soudure de deux et de trois cotylédons). Dans la *schizocotylie*, le cotylédon et le convergent médian unique qui lui correspond sont divisés sur une longueur plus ou moins grande dans le sens longitudinal en deux parties typiquement égales et symétriques. Enfin, la *monocotylie* est caractérisée par l'existence d'un seul cotylédon offrant la même structure que chacun de ceux de la plantule normale : la plantule est constituée par une seule phyllorhize munie d'un convergent médian unique. La monocotylie théoriquement parfaite, c'est-à-dire répondant complètement à cette définition, n'a pas été observée : dans la germination monocotyle décrite qui s'en rapproche le plus (*Centranthus ruber*, plantule *c*), cette anomalie était compliquée d'une légère schizocotylie.

2° Deux ou plusieurs types d'anomalies cotylédonaire peuvent être combinés dans une même plantule (exemples : polycotylie, schizocotylie et syncotylie ; ou encore monocotylie et schizocotylie).

3° Dans les cas de schizocotylie profonde, c'est-à-dire lorsque le cotylédon est divisé longitudinalement jusqu'au voisinage de sa base, le développement du convergent médian qui lui correspond présente une accélération basifuge beaucoup plus accusée que le convergent médian d'un cotylédon normal. Dans les exemples de schizocotylie qui ont été décrits chez *Dimorphothecca pluvialis* et *Calendula officinalis*, cette exagération de l'accélération basifuge est particulièrement marquée à la base cotylédonaire et aussi, mais à un degré moindre, dans la partie supérieure de la tigelle. Je n'ai constaté au contraire aucune modification appréciable de l'accélération basifuge dans les cas de schizocotylie où la division n'intéressait qu'une faible longueur du cotylédon.

4° Il y a lieu de rapprocher l'exagération de l'accélération basifuge corrélative de la schizocotylie profonde et l'accélération locale que l'on constate très fréquemment dans les cas de réduction du nombre des convergents. On est fondé à considérer ces deux phénomènes comme identiques. On peut ainsi considérer les deux branches du convergent dichotome des cotylédons schizocotyles comme représentant deux convergents plus ou moins réduits et très accélérés qui se confondraient inférieurement en un seul, à un niveau plus ou moins proche de la base cotylédonaire. La schizocotylie constitue ainsi un terme de passage entre le cas où deux cotylédons voisins, pourvus chacun d'un convergent médian, sont complètement séparés et le cas où ils sont totalement fusionnés en un cotylédon simple muni d'une seule unité conductrice médiane. L'étude de l'ontogénèse vasculaire dans la schizocotylie permet ainsi d'ordonner les différents types d'organisation de la plantule en une série continue allant de la polycotylie la plus complexe à la monocotylie la plus simple.

5° La distinction entre *cotylédons entiers* et *demi-cotylédons*, proposée par HILL et DE FRANE pour les Gymnospermes, se montre également justifiée pour les Dicotylédones, mais les définitions de ces deux types de feuilles doivent être modifiées dans le sens qui a été indiqué plus haut (p. 146). Les *cotylédons entiers* sont ceux au plan médian desquels correspond un convergent entier dans la partie hypocotylée ; les *demi-cotylédons* sont ceux auxquels correspond seulement un demi-convergent dans la partie hypocotylée. En ce qui concerne la catégorie des *cotylédons subsidiaires*, il semble qu'il y ait lieu de la maintenir

également pour les Dicotylédones ; ce sont des feuilles cotylédonaire dont la nervure médiane représente soit un convergent entier dont la portion primitive a été complètement supprimée dans le développement par accélération, soit une portion d'aile superposée de convergent ; on peut les considérer comme des types d'organisation foliaire intermédiaires entre les cotylédons entiers et les feuilles végétatives. Je n'ai personnellement observé aucun exemple de cotylédon subsidiaire chez les Dicotylédones, mais certains cas d'anomalie cotylédonaire décrits notamment par BEXON chez le *Centranthus ruber* paraissent appartenir à ce type.

6° On constate très fréquemment chez les plantules polycotyles, quelquefois aussi chez les plantules syncotyles, une réduction du nombre des convergents à un niveau variable de la partie hypocotylée. Dans les exemples étudiés, cette réduction se produit le plus souvent conformément au second mode décrit dans la deuxième partie (fusion de deux xylèmes alternes avec disparition du groupe de phloème interposé et faible accélération vasculaire). Mais, dans les cas les plus typiques de polycotylie ou de syncotylie, le nombre des unités conductrices reste le même du sommet de la tigelle au sommet de la racine.

7° Il est actuellement impossible de tirer de l'étude des anomalies qui ont été décrites aucune conclusion phylogénétique valable. Dans le cas particulier de la schizocotylie, l'accélération vasculaire très marquée que l'on observe en corrélation avec cette anomalie dans les exemples les plus typiques, paraît devoir faire écarter l'hypothèse selon laquelle la dichotomie cotylédonaire serait due à la réapparition accidentelle d'un trait d'organisation primitif. En réalité, la schizocotylie se présente comme un terme de passage entre la polycotylie et la di- ou monocotylie.

RÉCAPITULATION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'objet essentiel de ce travail a été d'analyser les principales modifications que subit la disposition cruciforme, qui paraît de beaucoup la plus répandue dans les plantules de Dicotylédones, et de montrer les relations que l'on peut établir, en se basant sur la morphogénèse de l'appareil conducteur, entre les divers types d'organisation auxquels ces modifications correspondent.

On sait (cf. p. 2) que la disposition cruciforme comporte deux modalités : le type tétrarche et le type diarche. Le premier est caractérisé par l'existence de quatre groupes vasculaires alternes dont deux sont situés dans le plan médian cotylédonaire, les deux autres dans le plan intercotylédonaire. Dans le second, il existe seulement deux groupes vasculaires alternes qui sont disposés selon le plan médian des cotylédons.

*
* *

Le but de la première partie, consacrée uniquement à l'étude de plantules normales, a été de faire connaître par l'examen de l'ontogénèse de l'appareil conducteur dans chaque type de structure, le processus qui conduit graduellement de l'organisation cruciforme tétrarche la plus complète à l'organisation diarche la plus simple.

I. RELATIONS MORPHOLOGIQUES ENTRE LA TÉTRARCHIE ET LA DIARCHIE.
— L'étude des variations que présentent les types cruciformes tétrarche et diarche montre qu'il n'existe entre eux aucune séparation précise et qu'ils sont au contraire reliés par une *série continue* de formes intermédiaires.

L'examen de la structure normale de la plantule chez les espèces suivantes : *Impatiens Balsamina* L., *Echinops Ritro* L., *Ambrosia tenuifolia* Sprengel, *Crupina vulgaris* Cass., *Dimorphotheca pluvialis* Moench, *Raphanus sativus* L., *Centranthus ruber* DC. (cf. fig. 260) permet de passer par degrés presque insensibles de l'un de ces types à l'autre.

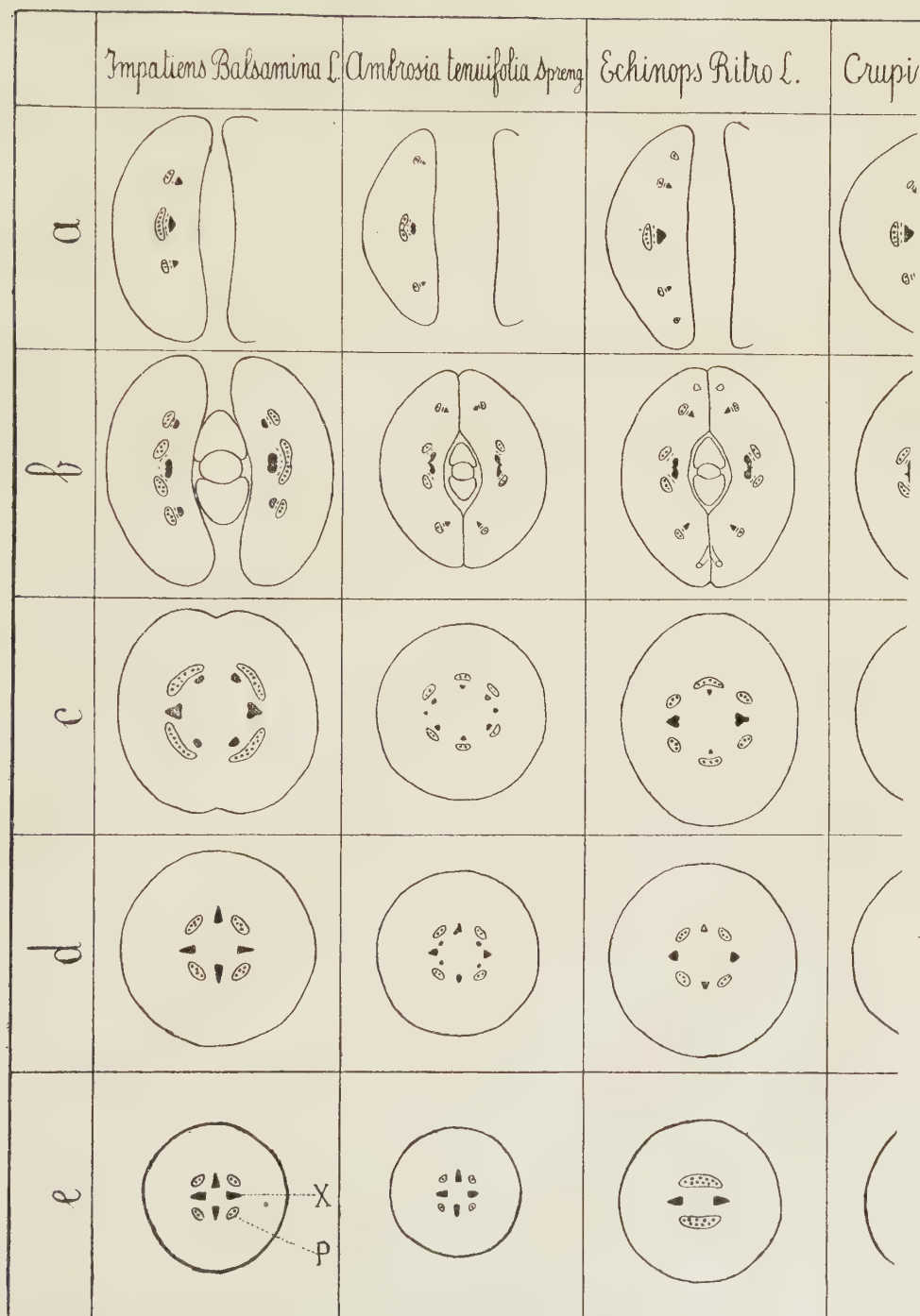
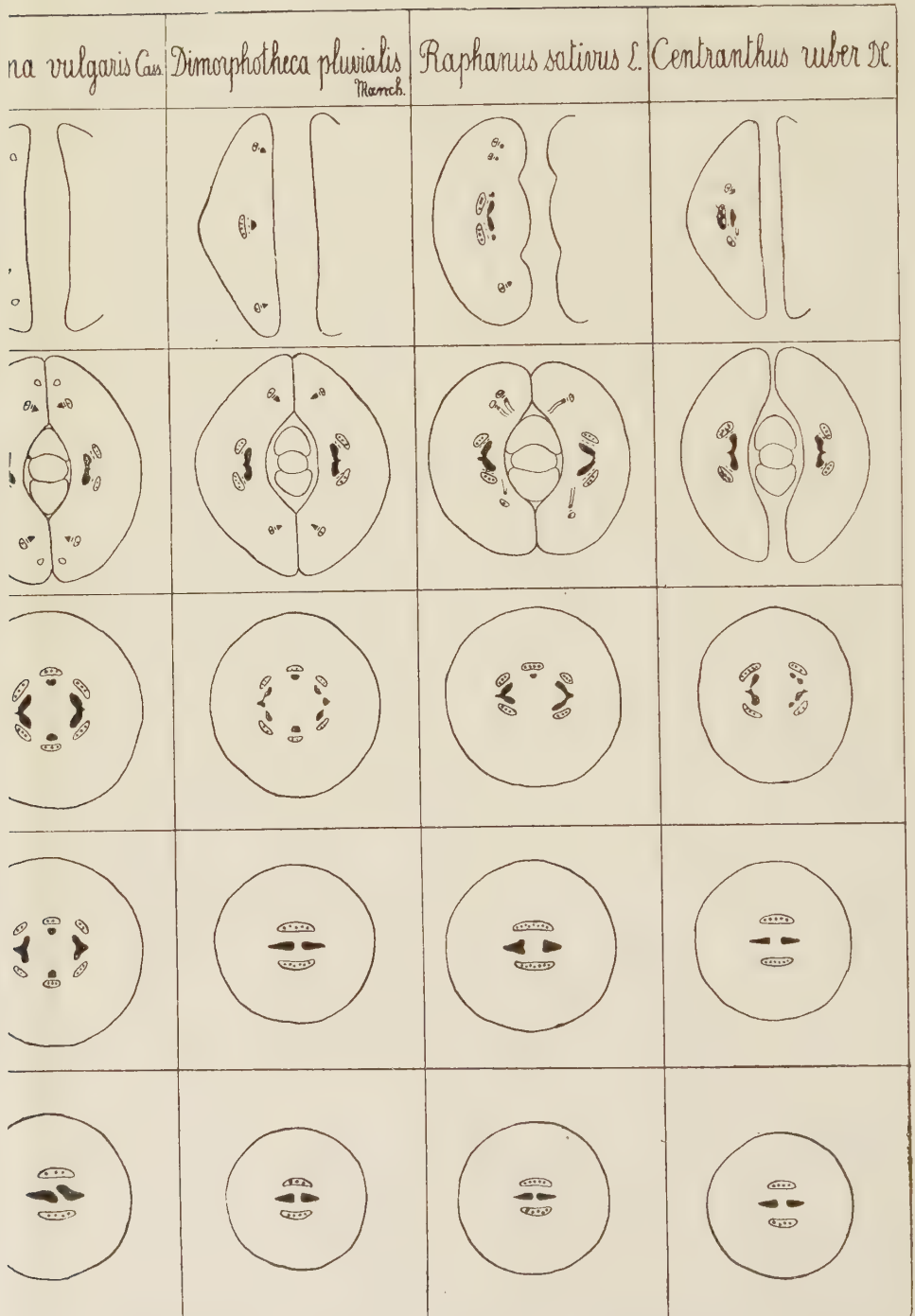


Fig. 260. — Schémas montrant, d'après les principales espèces étudiées, le passage (convergeurs intercotylédonaires. Rangée a: région inférieure des cotylédons. R d: tige hypocotylée (région basilaire). Rangée e: racine. — X. xylème; P. p



lu type cruciforme tétrarche au type diarche par accélération basifuge progressive des
angée b: base cotylédonaire. Rangée c: tige hypocotylée (partie supérieure). Rangée
phloème. — Lire de gauche à droite à partir de la colonne *Impatiens Balsamina* L.

On peut être conduit à la même conclusion par l'étude comparée d'une série d'individus appartenant à la même espèce. C'est ainsi que chez *Echinops Ritro* et *Ambrosia tenuifolia* dont les plantules présentent, pour la plupart, l'organisation cruciforme tétrarche, certaines germinations possèdent seulement deux groupes vasculaires alternes situés dans le plan médian et appartiennent par conséquent au type diarche ; on trouve, en outre, chez d'autres individus des mêmes espèces tous les intermédiaires entre ces deux cas extrêmes (cf. fig. 261).

Cette première conclusion confirme l'opinion formulée antérieurement sur le même sujet par divers auteurs (notamment THOMAS et LEE), mais ceux-ci n'avaient pas précisé d'une façon suffisante la série des modifications qui permettent de relier complètement la tétrarchie et la diarchie.

II. RAPPORTS ONTOGÉNÉTIQUES DE LA TÉTRARCHIE ET DE LA DIARCHIE. — L'étude ontogénétique des structures cruciformes tétrarche et diarche, dans les cas examinés, permet de considérer celles-ci comme de simples modalités d'un même type fondamental dont l'évolution varie avec les espèces et parfois même avec les individus. Ce mode commun d'organisation est caractérisé par l'existence de deux convergents médians et de deux convergents intercotylédonaire dont le développement est plus ou moins *inégalement* accéléré selon les cas.

A. — Lorsque le développement de ces quatre unités conductrices dans la tigelle et la racicule présente une accélération très faible, chacune d'elles montre une portion vasculaire alterne primitive bien développée et la structure réalisée correspond au type cruciforme tétrarche (cf. fig. 260 et 261). Dans les plantules de ce type chez lesquelles l'ontogénèse présente la marche la plus primitive, les deux groupes vasculaires alternes intercotylédonaire sont représentés sur presque toute la longueur de la tigelle (sauf sur une très faible distance au-dessous du sommet où ils font place à des éléments intermédiaires et superposés) et sur toute la longueur de la racicule. Dans d'autres cas, qu'il est légitime de considérer comme plus évolués, le développement des convergents intercotylédonaire s'accélère localement dans la région basilaire de la tigelle et de la racicule : leurs éléments conducteurs les plus primitifs sont supprimés et leurs éléments conducteurs les plus récents se raccordent avec ceux des convergents médians.

B. — Lorsque les deux convergents intercotylédonaire présentent sur tout leur parcours un développement beaucoup plus accéléré que les convergents médians ces derniers possèdent seuls des vaisseaux

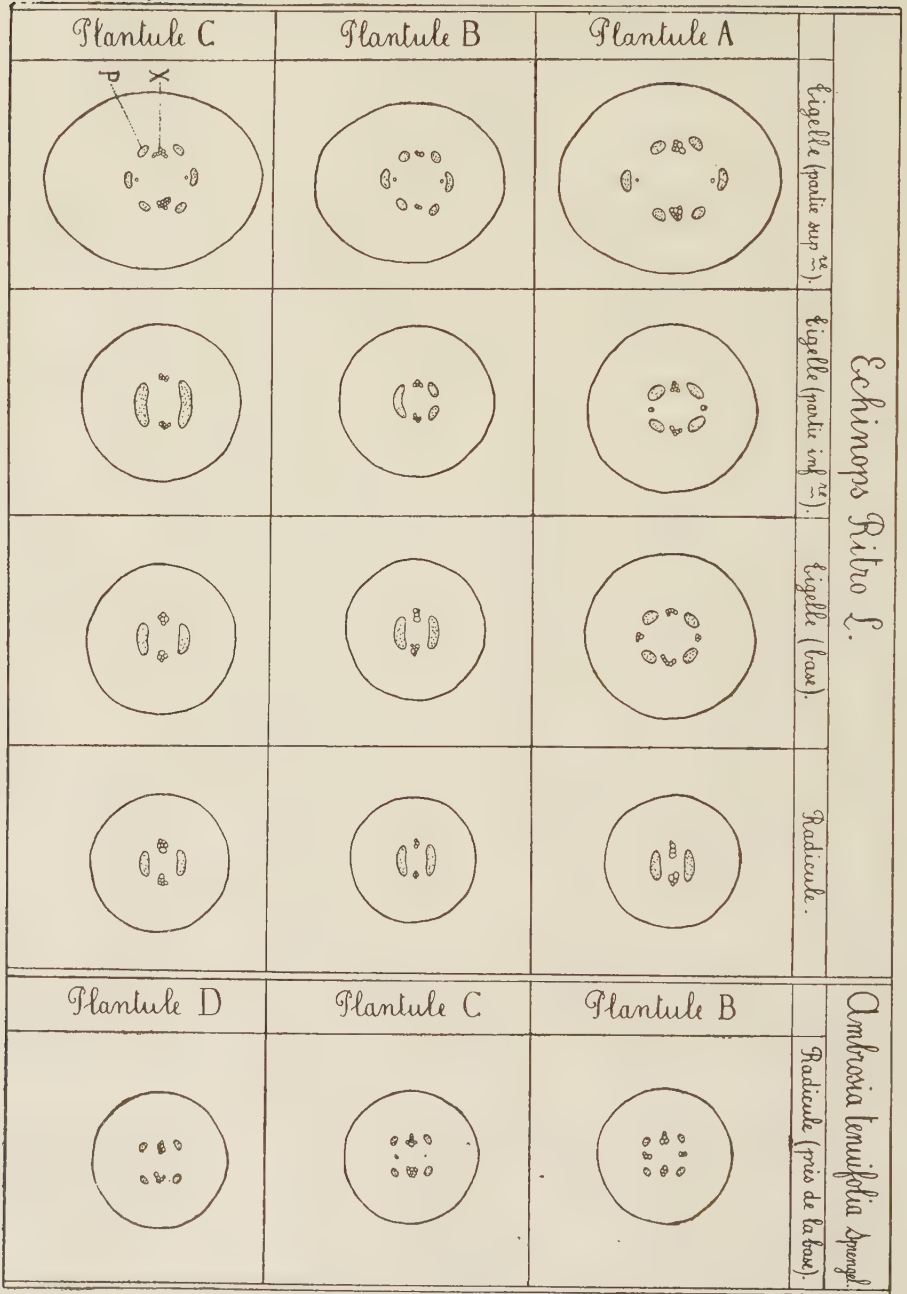


Fig. 261. — Schémas montrant, d'après l'étude comparée de différents individus d'*Echinops Ritro L.* et d'*Ambrosia tenuifolia Spreng.*, le passage du type cruciforme tétrarche au type diarche par accélération progressive dans le développement des convergents intercotylédonaire; X. xylème; P. phloème.

alternes primitifs : la tigelle et la racicule présentent alors une structure diarche. On peut distinguer pour celle-ci deux modalités principales entre lesquelles on observe tous les intermédiaires :

a). — La première est caractérisée par l'existence dans la racicule et la tigelle (*Crupina vulgaris*) ou seulement dans la tigelle (*Dimorphothecca pluvialis*, voir fig. 260, *Calendula officinalis*, *Cnicus benedictus*, etc.) de deux systèmes cribro-vasculaires intercotylédonaire qui se continuent supérieurement dans les nervures latérales des cotylédons et dont le développement débute par la phase superposée. La structure ainsi réalisée dans la tigelle ne diffère de la tétrarchie cruciforme que par l'accélération évolutive beaucoup plus marquée des deux convergents intercotylédonaire qui présentent dès l'origine et sur tout leur trajet la disposition superposée du phloème et du xylème : pour chacun d'eux, la phase alterne initiale a été supprimée par tachygénèse tandis qu'elle est représentée dans le développement des convergents médians qui a conservé une allure plus primitive. Vers le bas, les groupes cribro-vasculaires intercotylédonaire se raccordent, à un niveau et selon un mode variables, avec la portion la plus récente des convergents médians ; la continuité de l'appareil conducteur de la plantule est ainsi assurée.

b). — La deuxième modalité de la structure diarche est caractérisée par la suppression complète dans la racicule et la tigelle des groupes cribro-vasculaires superposés intercotylédonaire qui sont alors représentés uniquement par les nervures latérales cotylédonaire qui leur correspondent (*Centranthus ruber*, voir fig. 260). Dans la région inférieure de chaque cotylédon, ces systèmes cribro-vasculaires latéraux se confondent avec le convergent constituant la nervure médiane. D'après l'ontogénèse, on doit les considérer comme ayant un degré d'évolution plus avancé que les groupes libéro-ligneux intercotylédonaire représentés dans la tigelle chez les plantules diarches organisées selon le mode décrit au précédent alinéa ; ils se différencient, en effet, aux dépens de cordons de méristème dans lesquels les cloisonnements secondaires apparaissent à un stade plus précoce que dans le cylindre central de la tigelle, ce qui est un caractère plus évolué.

L'étude de ces modifications du développement des convergents intercotylédonaire conduit à la conclusion suivante : les plantules du type cruciforme tétrarchie présentent une organisation plus primitive que les plantules du type diarche. Parmi ces dernières, celles qui possèdent, dans la tigelle, deux systèmes cribro-vasculaires se continuant supérieurement dans les nervures latérales des cotylédons, offrent une

structure moins évoluée que celles où ces mêmes systèmes ne sont représentés que par leur portion intracotylédonaire.

La corrélation physiologique admise par certains auteurs entre la taille de la plantule (particulièrement le calibre de la tigelle) et le mode d'organisation de l'appareil conducteur ne saurait suffire à expliquer les différences de structure observées entre les plantules décrites. Le type tétrarche peut exister aussi bien chez des espèces à tige hypocotylée grêle (*Ambrosia tenuifolia*) que chez des espèces à tigelle volumineuse, telles que *Echinops Ritro*. De même la diarchie peut être observée dans des cas où la tige hypocotylée est relativement épaisse (*Crupina vulgaris*, etc.).

III. SUCCESSION PHYLOGÉNÉTIQUE PROBABLE DES TYPES TÉTRARCHE ET DIARCHE. — En ce qui concerne l'ancienneté relative des types cruciformes tétrarche et diarchie il est légitime de supposer que le premier est phylogénétiquement plus primitif que le second qui en serait dérivé par une accélération évolutive de plus en plus marquée des deux convergents intercotylédonaires, accélération corrélative d'une réduction progressive des éléments les plus primitifs de leur phloème et de leur xylème. L'hypothèse de la dérivation inverse est contredite par l'ontogénèse de l'appareil conducteur dans les cas de transition entre la tétrarchie complète et les formes les plus simples de diarchie.

Cette conclusion n'implique pas que le type cruciforme tétrarche représente la disposition la plus primitive de l'appareil conducteur chez les Dicotylédones. Il a pu dériver lui-même de types plus complexes comportant un nombre de convergents plus élevé : certains de ces convergents auraient subi, au cours de la phylogénèse, une réduction de plus en plus marquée corrélative d'une accélération progressive de leur développement. Selon cette hypothèse, le type cruciforme tétrarche aurait ainsi pris naissance par un processus analogue à celui qui permet de comprendre le passage de la tétrarchie à la diarchie. Quoi qu'il en soit, l'étude ontogénétique comparée de types d'organisation plus compliqués (hexarche, octarche, etc.) pourrait apporter des éclaircissements sur l'origine de la tétrarchie cruciforme.

*
**

IV. MÉCANISME DE LA RÉDUCTION DU NOMBRE DES CONVERGENTS. — Dans la deuxième partie de ce mémoire j'ai montré, par l'examen d'une série d'exemples, que la réduction du nombre des convergents dans

les plantules normales et anormales est souvent accompagnée d'une accélération locale du développement vasculaire, et qu'elle s'accomplit chez les Dicotylédones — et très probablement chez les Phanérogames en général — suivant deux modalités principales entre lesquelles il existe d'ailleurs des cas intermédiaires.

A. — Le premier mode de réduction est normalement réalisé chez l'*Echinops Ritro* L. (fig. 262) où les deux convergents intercotylédonaires s'éteignent dans la région basilaire de la racine ou de la tige hypocotylée. On peut le définir de la façon suivante :

Le développement de chacun des deux convergents affectés par la réduction subit une accélération très marquée dans la région d'extinction. Les éléments de xylème alterne d'abord, puis de xylème intermédiaire, sont progressivement supprimés de haut en bas dans l'ordre même de leur différenciation : en même temps se développe une aile cribro-vasculaire superposée qui tend à se raccorder inférieurement à l'un des convergents voisins. Les deux groupes de phloème situés de part et d'autre du xylème centripète supprimé se rapprochent et se confondent vers le bas en un seul groupe criblé.

B. — Dans le second mode (fig. 262), la réduction n'est jamais accompagnée d'accélération fortement marquée du développement vasculaire : dans les cas où celle-ci existe, elle est toujours très faible. Il consiste en un simple rapprochement de deux groupes de xylème alterne voisins qui se fusionnent plus bas après extinction du phloème interposé. Ces groupes vasculaires alternes peuvent s'accroître légèrement dans le sens tangentiel au voisinage du niveau où se produit la réduction grâce au développement d'un petit nombre de vaisseaux intermédiaires. Il existe alors une très faible accélération locale : ces faits ont été étudiés dans une plantule anormale de *Dimorphotheca pluvialis*. Dans d'autres cas d'ailleurs, on ne constate aucune accélération vasculaire appréciable comme j'ai pu le montrer par l'étude d'une plantule de Gymnosperme (*Pinus maritima* Lam.) où le second mode de réduction se présentait avec une plus grande simplicité.

C. — Enfin il existe des cas intermédiaires entre les deux modes typiques résumés ci-dessus. On voit alors un groupe de phloème s'éteindre tandis que les deux groupes de xylème alterne voisins se rapprochent l'un de l'autre et s'unissent : mais, avant la fusion complète de ces derniers, la portion la plus primitive de l'un d'eux cesse d'être différenciée ; il y a alors une accélération vasculaire très accusée comme dans le premier mode, et disparition complète d'un groupe

criblé comme dans le second mode. Ce type intermédiaire de réduction a été décrit dans une plantule anormale de *Raphanus sativus* L.

V. BIPOLARITÉ POSSIBLE DE L'ACCÉLÉRATION VASCULAIRE. — Dans les cas de réduction du nombre des convergents, l'accélération locale que l'on constate très fréquemment dans le développement des systèmes conducteurs qui s'éteignent, peut s'exercer en sens inverse de l'accélération basifuge. Dans la plantule normale de l'*Echinops Ritro* par exemple, le développement des deux convergents intercotylédonaire qui présente habituellement la succession primitive des éléments conducteurs alternes, intermédiaires et superposés près de la base de la tigelle s'accélère progressivement au-dessus et au-dessous de cette région : dans les deux sens, on constate une suppression de plus en plus complète, par non différenciation, des éléments alternes, puis des éléments intermédiaires, et une apparition de plus en plus hâtive des éléments superposés. Le développement d'un système conducteur peut donc s'accélérer à la fois dans deux directions opposées.

VI. LA THÉORIE DU RACCORD EST CONTREDITE PAR L'ONTOGÉNÈSE VASCULAIRE. — La deuxième partie se termine par un examen critique de la théorie du raccord. J'ai montré que, dans le cas de l'*Echinops Ritro* par exemple, les trois hypothèses fondamentales qu'implique cette théorie (dualité et discontinuité originelles de l'appareil conducteur, raccordement secondaire de ses portions cotylédonaire et radicale) sont inconciliables avec les faits que révèle l'étude morphogénétique de l'appareil cribro-vasculaire. J'ai été conduit à la même conclusion pour les autres espèces examinées.

*
* *

VII. DÉFINITION ET CLASSIFICATION DES PRINCIPAUX TYPES D'ANOMALIES DE LA PLANTULE. — La troisième partie a été consacrée à l'étude des nombreuses germinations anormales qui ont été recueillies au cours de la préparation de ce mémoire. Tous les cas d'anomalies que j'ai décrits peuvent être ramenés à quatre types fondamentaux (polycotylie, syncotylie, schizocotylie, monocotylie) reliés par des formes intermédiaires.

A. *Polycotylie*. — Dans la polycotylie chaque cotylédon présente la même constitution fondamentale que l'un ou l'autre des deux cotylédons de la plantule normale de la même espèce. Il est caractérisé principalement par une unité conductrice médiane offrant la même structure et le même degré d'accélération vasculaire que la nervure médiane des cotylédons de la germination dicotylée.

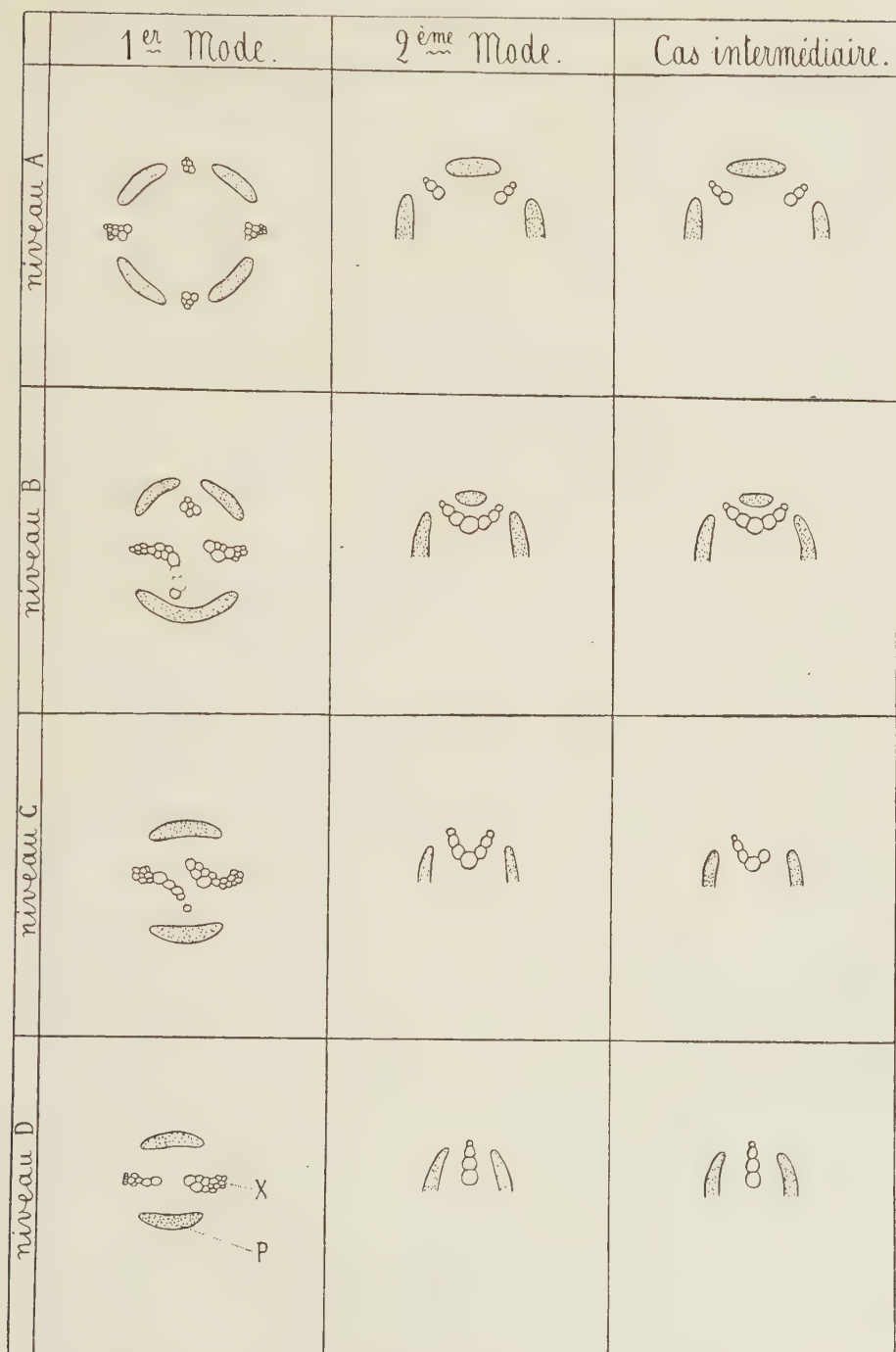


Fig. 262. — Schémas montrant le mécanisme de la réduction numérique des convergents dans les deux principaux modes décrits et dans les cas intermédiaires; X, xylème; P, phloème.

Lorsque la plantule polycotyle appartient à une espèce offrant normalement la constitution cruciforme tétrarche, elle présente typiquement dans la tige hypocotylée autant de convergents médians et de convergents intercotylédonaires qu'elle possède de cotylédons (*Ambrosia tenuifolia*, cf. pp. 152-156, plantule *b*, et fig. 263). Comme dans la germination normale, les convergents intercotylédonaires ont un développement plus accéléré que les médians et peuvent être dépourvus d'éléments conducteurs alternes.

S'il s'agit d'une espèce dont la tigelle présente normalement deux convergents médians faiblement accélérés et deux convergents intercotylédonaires très accélérés offrant d'emblée la disposition superposée sur tout leur parcours, la plantule polycotyle possède également autant de convergents médians faiblement accélérés et de groupes libéro-ligneux intercotylédonaires qu'elle présente de cotylédons (*Dimorphotheca pluvialis*, cf. pp. 169 à 177 ; plantules *a*, *b* et *c*, et *Calendula officinalis*, p. 187).

Chez les espèces dont la germination normale présente, dans la tige hypocotylée, deux convergents médians seulement, à l'exclusion de tout système conducteur intercotylédonaire, l'appareil cribro-vasculaire de la plantule polycotyle est constitué uniquement, dans la tigelle, par des convergents en nombre égal à celui des cotylédons et disposés selon les plans médians de ces derniers (*Raphanus sativus*, p. 195, plantules *a* et *b* ; *Centranthus ruber*, p. 205, plantule *a*, fig. 263).

En d'autres termes, dans la polycotylie chaque unité cotylédonaire présente typiquement la même constitution et offre la même valeur qu'un cotylédon normal de la même espèce.

B. Syncotylie. — Dans la syncotylie (fig. 264), deux ou plusieurs cotylédons sont soudés latéralement sur une longueur plus ou moins grande, mais les convergents médians qui leur correspondent se montrent distincts. Le membre cotylédonaire ainsi constitué peut être en apparence simple si la soudure de ses constituants est complète, mais il possède deux ou plusieurs nervures principales correspondant dans la tigelle à autant de convergents distincts (au moins par la partie primitive de leur xylème) et dont le développement présente une accélération normale. Les cas les plus fréquents de syncotylie sont la *disyncotylie* (soudure de deux cotylédons : *Ambrosia tenuifolia*, plantules *c*, *e*, *f* et *g* ; *Raphanus sativus*, plantules *c*, *d*, *e* ; *Centranthus ruber*, plantule *b*) et la *trisyncotylie* (soudure de trois cotylédons : *Ambrosia tenuifolia*, plantule *d*).

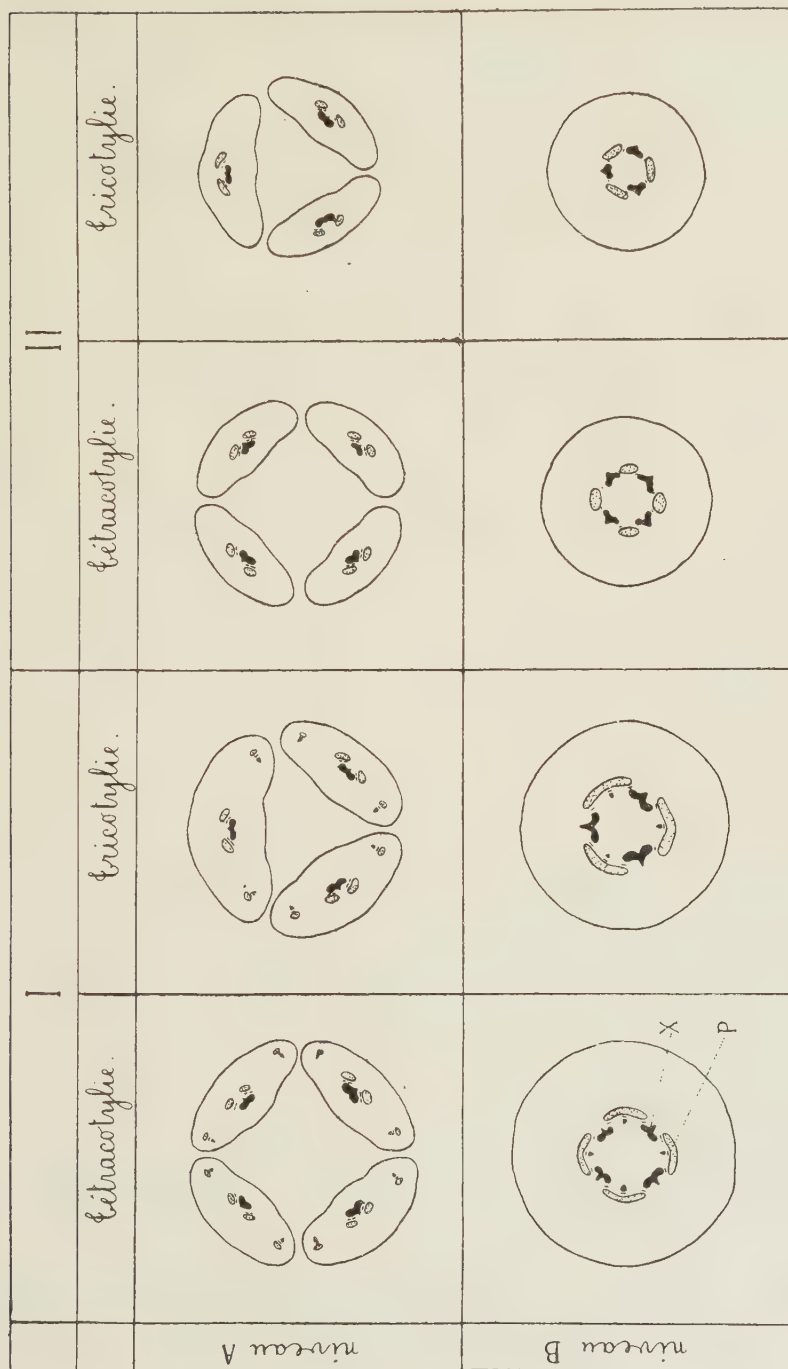


Fig. 263. — Constitution schématique de la plantule dans les cas de polycotylie les plus répandus chez les Dicotylédones. Division I : cas où la plantule normale présente dans la tige hypocotylée ou bien quatre convergents disposés selon le mode cruciforme, ou bien deux convergents médians et deux groupes libéro-ligneux intercotylédonaires, ces derniers représentant eux-mêmes deux autres convergents à développement très accéléré. Division II : cas où la plantule normale présente dans la tige hypocotylée deux convergents médians seulement. Niveau A, région basilaire des cotylédons; niveau B, tige hypocotylée. — X, xylème; P, phloème.

C. *Schizocotylie*. — Dans la schizocotylie (fig. 265) ou dichotomie cotylédonaire, le cotylédon et le système conducteur médian qui lui correspond se montrent divisés plus ou moins profondément dans le sens longitudinal en deux parties typiquement égales et symétriques. Aux deux fascicules cribro-vasculaires situés respectivement dans les

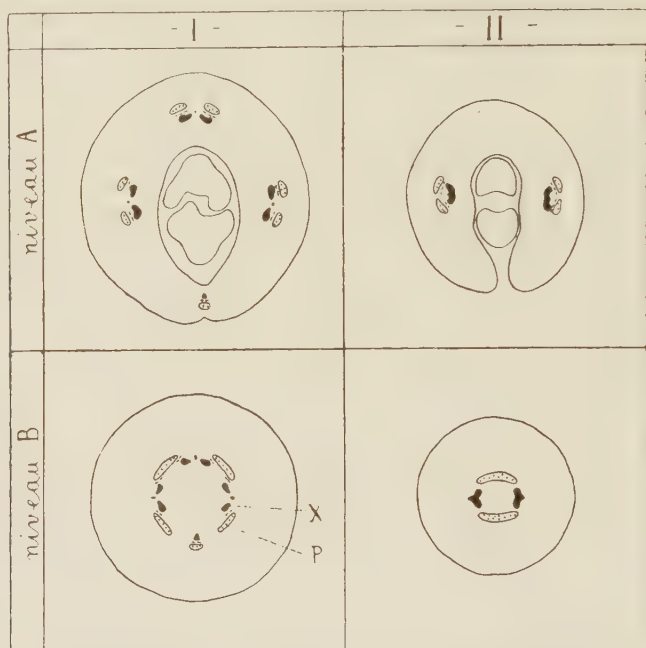


Fig. 264. — Syncotylie. Colonne 1: exemple de trisyncotylie chez une espèce dont la plantule normale présente la structure cruciforme tétrarche. Colonne II: exemple de disyncotylie chez une espèce dont la plantule normale présente la structure diarche. Niveau A, région basilaire du cotylédon; niveau B, partie supérieure de la tige hypocotylée. — X, xylème; P, phloème.

plans médians des deux lobes, correspond, à la base commune de ceux-ci et dans la tigelle, un seul convergent disposé selon le plan de division du cotylédon (*Dimorphothea pluvialis*, p. 178, plantules *d* et *e*; *Calendula officinalis*, p. 189).

D. *Monocotylie*. — Ce type d'anomalie (fig. 266), qui paraît assez rare, a été décrit plus haut chez une plantule de *Centranthus ruber* (p. 208-213, plantule *c*) où il se montrait d'ailleurs compliqué d'une légère schizocotylie. Il est caractérisé par la présence d'un cotylédon unique offrant la même constitution fondamentale que chacun des deux cotylédons de la germination normale : la tigelle de la plantule monocotyle possède un seul convergent médian.

Par application de la notion de *phyllorhize* on peut encore donner de ces quatre types d'anomalies les définitions suivantes :

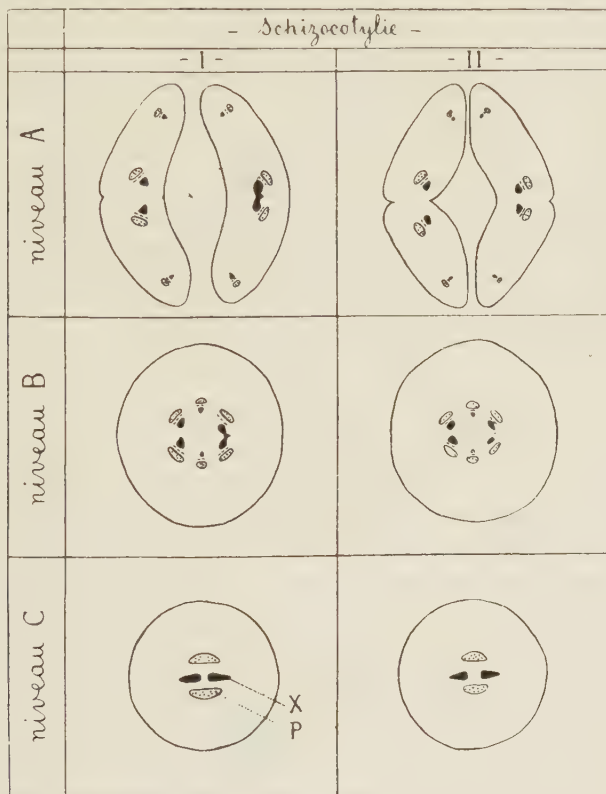


Fig. 265. — Exemples de schizocotylie (cas des espèces dont la plantule normale offre l'organisation diarche compliquée par la présence dans la tige hypocotylée de deux groupes libéro-ligneux intercotylédonaires correspondant aux nervures latérales des cotylédons). Colonne I: schizocotylie portant sur un seul cotylédon (celui de gauche). Colonne II: schizocotylie portant sur les deux cotylédons. Niveau A, base cotylédonaire. Niveau B, partie supérieure de la tige hypocotylée. Niveau C, racine. — X, xylème; P, phloème.

a). — Il y a polycotylie lorsque la plantule est formée de plusieurs phyllorhizes, développées simultanément, libres par leurs feuilles (cotylédons), et complètement fusionnées par leurs caules (tigelle) et leurs rhizes (radicule).

b). — Il y a syncotylie lorsque deux ou plusieurs phyllorhizes simultanées constitutives d'une plantule sont fusionnées, non seulement par leurs caules et leurs rhizes, mais aussi, partiellement ou totalement, par leurs feuilles.

c). --- Dans la schizocotylie, la feuille d'une ou plusieurs phyllo-rhizes simultanées constitutives d'une plantule est divisée longitudinalement sur une longueur plus ou moins grande en deux lobes typiquement égaux et symétriques par rapport au plan médian.

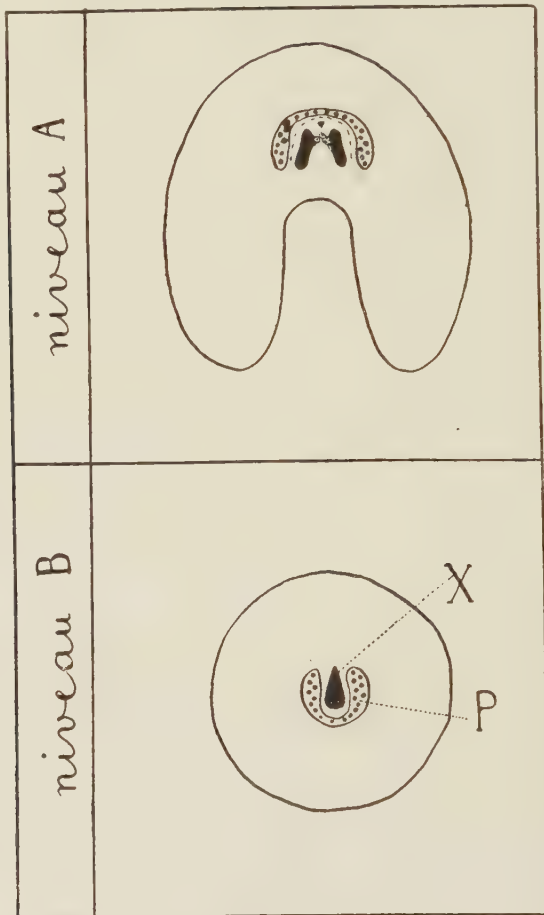


Fig. 266. — Monocotylie chez une espèce présentant normalement l'organisation diarche Niveau A, partie inférieure du cotylédon; niveau B, région basilaire de la tige hypocotylée ou de la racine. — X, xylème; P, Phloème.

d); — Dans la monocotylie, la plantule est formée d'une seule phyllo-rhize.

VIII. COMBINAISON FRÉQUENTE DES DIVERS TYPES D'ANOMALIES. — Deux ou plusieurs des types d'anomalies cotylédonaire qui viennent d'être définis peuvent être combinés dans une même plantule. C'est ainsi

qu'il peut y avoir à la fois polycotylie, syncotylie et schizocotylie (*Dimorphotheca pluvialis*, pp. 184, plantule *f*), ou encore monocotylie et schizocotylie (*Centranthus ruber*, pp. 208-213, plantule *c*).

IX. EXAGÉRATION DE L'ACCÉLÉRATION BASIFUGE DANS CERTAINS CAS DE SCHIZOCOTYLIE. — Dans les plantules schizocotylées, le convergent médian correspondant au cotylédon dichotome présente souvent dans son développement, à la base cotylédonaire et parfois aussi dans la partie supérieure de la tigelle, une accélération plus grande que le convergent médian d'un cotylédon normal (fig. 265). Dans les cas de schizocotylie que j'ai observés chez *Dimorphotheca pluvialis* et *Calendula officinalis*, cette exagération de l'accélération basifuge, inappréciable lorsque la division s'étend sur une faible longueur, paraît au contraire être la règle lorsque la bifurcation atteint le voisinage de la base cotylédonaire.

X. RELATIONS ENTRE LES DIFFÉRENTS TYPES D'ANOMALIES. — L'accélération vasculaire locale que j'ai constatée dans les cas les plus typiques de schizocotylie et qui semble corrélative de cette anomalie, présente les plus étroites analogies avec celle qui accompagne très souvent la réduction du nombre des convergents. Ces deux cas d'accélération paraissent identiques. En ce qui concerne la schizocotylie, il semble donc légitime de considérer les deux branches de la nervure médiane dichotome du cotylédon bifurqué comme représentant deux convergents très réduits, constitués uniquement par des éléments superposés et se confondant en un seul à un niveau plus ou moins rapproché de la base cotylédonaire. Si l'on applique cette interprétation au cas d'une plantule présentant un cotylédon normal et un autre schizocotyle (*Dimorphotheca pluvialis*, plantule *d*), on doit regarder celle-ci comme un terme de passage de la tricotylie à la dicotylie. Si la schizocotylie porte à la fois sur les deux cotylédons (*D. pluvialis*, plantule *f*), il s'agit d'un cas de transition entre la tétracotylie et la dicotylie. De même, une plantule monocotylée plus ou moins schizocotyle (*Centranthus ruber*, plantule *c*) peut être regardée comme une forme intermédiaire entre la dicotylie et la monocotylie typique. On peut ainsi considérer, d'une manière générale, les plantules schizocotyles comme des termes de passage dans une série de types morphologiques allant graduellement de la polycotylie à la monocotylie.

La syncotylie, d'autre part, se relie facilement à la polycotylie ou à la dicotylie grâce à l'existence d'une série d'intermédiaires dans lesquels le degré de fusion des unités cotylédonaires est de plus en plus faible.

XI. CLASSIFICATION DES COTYLÉDONS. — L'ensemble des faits exposés au cours de la troisième partie montre que l'on est parfaitement fondé à distinguer chez les Dicotylédones, comme HILL et DE FRAINE l'ont fait pour les Gymnospermes, des cotylédons entiers et des demi-cotylédons. Mais il y a lieu de modifier les définitions qu'en ont données HILL et DE FRAINE parce qu'elles sont contraires à nos connaissances actuelles sur l'évolution vasculaire.

On doit considérer comme des *cotylédons entiers* les feuilles cotylédonaire au plan médian desquelles correspond un convergent dans la tigelle et la racine ou au moins dans la tigelle.

On peut appeler *demi-cotylédons* les feuilles cotylédonaire dont la nervure médiane correspond à un demi-convergent dans la région hypocotylée. Dans la schizocotylie, les deux moitiés du cotylédon bifurqué constituent chacune un demi-cotylédon.

Quant aux *cotylédons subsidiaires* de HILL et DE FRAINE, assez fréquents chez les Gymnospermes, je n'en ai personnellement observé aucun exemple chez les Dicotylédones. Mais BEXON [10] ayant décrit dans certaines plantules anormales de *Centranthus ruber* des cotylédons qui paraissent correspondre à ce type, il y a lieu de le maintenir. On peut en donner la définition suivante : ce sont des feuilles cotylédonaire dont la nervure médiane ne correspond dans la tigelle et la radicule, ni à une unité conductrice entière, ni à la moitié d'une unité conductrice et représente, soit un convergent dont la portion primitive a été complètement supprimée par accélération, soit seulement une portion d'aile superposée de convergent.

Ces définitions des différents types de cotylédons sont exclusivement réservées, au moins provisoirement, au cas des espèces présentant normalement la disposition cruciforme. En ce qui concerne la disposition diagonale, de nouvelles recherches relatives au développement vasculaire et à ses variations chez les plantules qui la présentent paraissent nécessaires pour déterminer sa signification exacte, ainsi que les relations qu'elle peut avoir avec la disposition cruciforme.

XII. — FRÉQUENCE DE LA RÉDUCTION NUMÉRIQUE DES CONVERGENTS DANS LES PLANTULES ANORMALES. — On constate très souvent dans les plantules anormales, particulièrement dans les cas de polycotylie et de polysyncotylie une diminution du nombre des convergents à un niveau variable de la tigelle ou de la radicule. Dans les cas que j'ai examinés, celle-ci se produit le plus souvent suivant le mode décrit dans la deuxième partie de ce travail chez *Dimorphotheca pluvialis*. La struc-

ture de la plantule tend ainsi à se simplifier progressivement de haut en bas par fusion des unités conductrices.

XIII. — INTERPRÉTATION DES ANOMALIES. — Tant que l'on ne connaît pas l'influence que peuvent avoir les conditions physiologiques au cours de l'embryogénèse dans la production des anomalies cotylédonaire, il n'y a pas lieu d'attribuer à celles-ci une signification phylogénique. Dans les cas de schizocotylie que j'ai examinés, l'hypothèse suivant laquelle la dichotomie cotylédonaire ne serait que la réapparition accidentelle dans l'ontogénèse d'un caractère présumé phylogénétiquement primitif, ne paraît pas conciliable avec l'accélération très marquée du développement vasculaire que l'on constate, dans les plantules schizocotyles les plus typiques, à la base du cotylédon divisé. Il est plus conforme aux faits de considérer la schizocotylie comme un type d'anomalie intermédiaire entre la polycotylie d'une part et la dicotylie ou la monocotylie d'autre part.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- [1] ARBER (A.). — *Monocotyledons, a morphological study*. 1 vol., 258 p., 160 fig., Cambridge University-Press, 1925.
- [2] BARNÉOUD. — *Anatomie et organogénie du Trapa natans*. « Ann. Sc. Nat. Bot. », 3^{me} série, t. IX, 1848.
- [3] BECQUEREL (P.). — *Le passage de la tige à la racine dans la plantule du Lupin*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 156, p. 807, 1913.
- [4] BECQUEREL (P.). — *L'ontogénie vasculaire de la plantule du Lupin. Ses conséquences pour certaines théories de l'anatomie classique*. « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 60, p. 177-187, 6 fig., 2 microphotos, 1913.
- [5] BECQUEREL (P.). — *La théorie du mériphyte devant les phénomènes de l'ontogénie vasculaire*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 175, p. 233, 1922.
- [6] BECQUEREL (P.). — *La découverte de la phyllorhize, ses conséquences pour la morphologie et la biologie des plantes vasculaires*. « Rev. gén. des Sc. », p. 100-111, 1922.
- [7] BECQUEREL (P.). — *Les récents progrès de la biologie végétale en France*. « Rev. Scient. », p. 680, 1923.
- [8] BERNHARDI. — *Ueber die merkwürdigsten Verschiedenheiten des entwickelten Pflanzenembryos und ihren Werth für Systematik*. « Linnaea », vol. VII, 1832.
- [9] BERTRAND (C.-E.). — *Traité de Botanique*. « Archives botaniques du Nord de la France », t. 1, 1881.
- [10] BEXON (D.). — *Observations on the Anatomy of teratological Seedlings. II. On the Anatomy of some polycotylous Seedlings of Centranthus ruber*. « Ann. of Bot. », vol. XXXIV, p. 81-94, 9 fig., 1920.
- [11] BEXON (D.). — *Observations on the Anatomy of teratological Seedlings. V. On the Anatomy of some atypical Seedlings of Sinapis alba and Brassica oleracea*. « Ann. of Bot. », vol. XXXIX, p. 25-39, 66 fig., 1925.
- [12] BEXON (D.). — *An anatomical Study of the Variation in the Transition Phenomena in the Seedling of Althaea rosea*. « Ann. of Bot. », vol. XL, p. 369-390, 42 fig., 1926.
- [13] BEYSE. — *Untersuchungen über den anatomischen Bau, und das mechanische Princip im Aufbau einiger Arten der Gattung Impatiens*. « Nova Acta », Bd. XLIII, n° 2, Halle, 1880.
- [14] BISCHOFF (G.-W.). — *Beobachtungen über den Gang des Keimens... bei Corydalis Arten*. « Tiedemann's Zeitschr. f. Physiologie », Bd. IV, 1831.

- [15] BONNIER (G.). — *Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la tige et la racine.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 131, p. 781, 1900.
- [16] BONNIER (G.). — *Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 131, p. 1276, 1900.
- [17] BONNIER (G.) et LECLERC DU SABLON. — *Cours de Botanique. Phanérogames.* Paris 1901.
- [18] BOUVRAIN (G.). — *Sur l'évolution vasculaire dans la Mercuriale.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 175, p. 380-382, 1922.
- [19] BOUVRAIN (G.). — *Sur l'accélération basifuge du développement vasculaire dans l'*Helianthus annuus* var. *uniflorus*.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 71, p. 293-297, 4 fig., 1924.
- [20] BOWER (F. O.). — *On leaf-architecture as illuminated by a study of Pteridophyta.* « Trans. Roy. Soc. Edinburgh », vol. 51, Pt. 3, p. 657 et suiv., 1 pl. et 31 fig., 1916.
- [21] BOWER (F. O.). — *Size, a neglected factor in stelar morphology.* « Proc. Roy. Soc. Edinburgh », vol. XLI, p. 1-25, 19 fig., 1920-1921.
- [22] BOWER (F.-O.). — *The Ferns*, vol. 1. Cambridge University-Press, 1923.
- [23] BOWER (F.-O.). — *Size, a factor in the morphology of tissues.* Flora, Bd. 118-119, p. 47-61, 5 fig., 1925 (D'après une analyse des « Botanical Abstracts », t. 15 (7-11), n° 1049, nov. 1926).
- [24] BRUNOTTE (C.). — *Recherches embryogéniques et anatomiques sur quelques espèces des genres *Impatiens* (L.) et *Tropaeolum* (L.).* « Thèse Fac. Sc. Paris », 178 p., 10 pl., 1900.
- [25] BUCHENAU (Fr.). — *Morphologische Studien an deutschen Lentibularien.* « Bot. Zeit. », 1865.
- [26] BUCHET (S.). — *L'hypocotyle.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 72, p. 115-117, 1925.
- [27] BUGNON (P.). — *Quelques critiques à la théorie de la Phyllorehize et, d'une façon générale aux théories phylogéniques fondées seulement sur l'ontogénie des plantes actuelles.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 68, p. 495-506, 1921.
- [28] BUGNON (P.). — *L'origine phylogénique des Plantes vasculaires d'après Lignier et la nouvelle classe des Psilophytales.* « Bull. Soc. Linn. Norm. », 7^{me} série, vol. 4, p. 196-212, 1921.
- [29] BUGNON (P.). — *L'organisation libéro-ligneuse des cotylédons et de l'hypocotyle expliquée par la théorie du raccord chez la Mercuriale (*Mercurialis annua* L.).* « Bull. Soc. Linn. Norm. », 7^{me} série, vol. 5, p. 69-106, 1 pl. et 4 fig., 1922.
- [30] BUGNON (P.). — *Sur l'hypocotyle de la Mercuriale.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 174, p. 954-957, 2 fig., 1922.
- [31] BUGNON (P.). — *Sur la ramification dichotome dans les cotylédons.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 174, p. 1194-1196, 3 fig., 1922.
- [32] BUGNON (P.). — *L'organisation libéro-ligneuse, chez la Mercuriale, reproduit-elle une disposition ancestrale ?* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 174, p. 1484-1486, 4 fig., 1922.

- [33] BUGNON (P.). — *Sur l'accélération basifuge dans l'hypocotyle*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 175, p. 43-45, 1922.
- [34] BUGNON (P.). — *Sur la position systématique des Euphorbiacées*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 175, p. 629-632, 2 fig., 1922.
- [35] BUGNON (P.). — *Sur la différenciation vasculaire basipète pour toutes les traces foliaires chez la Mercuriale*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 175, p. 897-899, 7 fig., 1922.
- [36] BUGNON (P.). — *Sur l'évolution du concept de phyllorhize*. « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 70, p. 837-842, 1923.
- [37] BUGNON (P.). — *Sur le nombre des cotylédons de la Ficaire*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 176, p. 766-769, 1923.
- [38] BUGNON (P.). — *L'organisation libéro-ligneuse du cotylédon des Monocotylédones expliquée grâce aux phénomènes de dichotomie cotylédonaire*. « Bull. Soc. Linn. Norm. », 7^{me} série, vol. 6, p. 16-35, 15 fig., 1923.
- [39] BUGNON (P.). — *Nouvelles remarques sur la théorie de la phyllorhize*. « Bull. Soc. Linn. Norm. », 7^{me} série, vol. 7, p. 151-162, 1924.
- [40] BUGNON (P.). — *La théorie de la « leaf-skin » et le cas du Buddleia Lindleyana*. « Bull. Soc. Linn. Norm. », 7^{me} série, vol. VIII, p. 57-67, 1925.
- [41] BUGNON (P.). — *La dichotomie cotylédonaire, caractère ancestral*. « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 72, p. 1088-1094, 7 fig., 1925.
- [42] BUGNON (P.). — *Sur le rôle de l'accroissement intercalaire dans l'évolution de l'appareil conducteur de la jeune plante*. « Bull. Soc. Linn. Norm. », 7^{me} série, vol. 10, p. 43-48, 1927.
- [43] BUGNON (P.). — *Racine et différenciation vasculaire*. « Ass. Fr. Av. Sc. », 51^{me} session (Constantine), p. 231-233, 1927.
- [44] CHAUEAUD (G.). — *Sur la structure des plantes vasculaires*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 132, p. 93-95, 1901.
- [45] CHAUEAUD (G.). — *Passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot*. « Bull. Mus. Hist. nat. Paris », t. VII, p. 23, 4 fig., 1901.
- [46] CHAUEAUD (G.). — *Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée dans le Trocart (Triglochin)*. « Bull. Mus. Hist. nat. Paris », t. VII, p. 124, 12 fig., 1901.
- [47] CHAUEAUD (G.). — *Passage de la disposition primitive à la disposition secondaire dans les cotylédons du Pin maritime*. « Bull. Mus. Hist. nat. Paris », t. VIII, p. 549, 1902.
- [48] CHAUEAUD (G.). — *Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs dans le cotylédon de l'Oignon (Allium cepa)*. « Bull. Mus. Hist. nat. Paris », t. VIII, p. 52-59, 10 fig., 1902.
- [49] CHAUEAUD (G.). — *La théorie des Phytons chez les Gymnospermes*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 135, p. 910-912, 1902.

- [50] CHAUEAUD (G.). — *Sur la persistance de la structure alterne dans les cotylédons du Lamier blanc et de plusieurs autres Labiées.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 138, p. 770-772, 1904.
- [51] CHAUEAUD (G.). — *Persistance de la disposition alterne primitive dans les cotylédons de la Betterave (Beta vulgaris) et de plusieurs autres Chénopodiacées.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 53, p. 369-387, 13 fig., 1906.
- [52] CHAUEAUD (G.). — *Mode de formation du faisceau libéro-ligneux chez les Monocotylédones.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 54, 3 fig., 1907.
- [53] CHAUEAUD (G.). — *Sur le passage de la structure alterne à la structure concentrique avec liber externe.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 55, 7 fig., 1908.
- [54] CHAUEAUD (G.). — *Recherches sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires.* « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. IX, t. 12, p. 1-70, 56 fig., 1910.
- [55] CHAUEAUD (G.). — *Les principaux types de structure des Plantes vasculaires considérés comme les états successifs d'un type unique en voie d'évolution.* « Actes du 3^{me} Congrès international de Botanique », t. 2, 9 fig. Bruxelles 1910.
- [56] CHAUEAUD (G.). — *Sur l'évolution des faisceaux vasculaires dans les différentes parties de la plantule.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 58, 4 fig., 1911.
- [57] CHAUEAUD (G.). — *L'appareil conducteur des Plantes vasculaires et les phases principales de son évolution.* « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. IX, t. 13, p. 113-436, 218 fig., 1911.
- [58] CHAUEAUD (G.). — *Le type cycadéen et la phylogénie des Phanérogames.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 59, 7 fig., 1912.
- [59] CHAUEAUD (G.). — *Les faits ontogéniques contredisent les hypothèses des phytonistes.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 59, 4 fig., 1912.
- [60] CHAUEAUD (G.). — *Sur l'évolution de l'appareil conducteur dans les Veronica.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 156, p. 1327-1328, 1913.
- [61] CHAUEAUD (G.). — *La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les plantes vasculaires.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 158, p. 343-346, 1914.
- [62] CHAUEAUD (G.). — *Les Monocotylédones et les Dicotylédones possèdent le même type vasculaire.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 66, 1919.
- [63] CHAUEAUD (G.). — *La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie,* 1 vol. xiii-155 p., 54 fig. Paris, Payot, 1921.
- [64] CHAUEAUD (G.). — *L'ontogénie et la théorie des triades.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 68, 1921.
- [65] CHAUEAUD (G.). — *Les principales variations du développement vasculaire dans les premières phyllorhizes des Phanérogames ne sont pas déterminées par l'accroissement intercalaire.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 174, p. 1487-1489, 1922.
- [66] CHAUEAUD (G.). — *Dans le monde des plantes vasculaires le type uni-*

- cotylé serait en voie d'acquérir la prépondérance.* « Rev. gén. de Bot. », t. XXXV, 1923.
- [67] CHAUVEAUD (G.). — *Sur les tentatives répétées d'altération de la phyllorhize.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 71, 1924.
- [68] CHAUVEAUD (G.). — *La tige est une formation plus ou moins complexe qui résulte de la coalescence de caules plus ou moins nombreuses.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 71, p. 580-590, 5 fig., 1924.
- [69] CLOS (D.). — *Du collet chez les plantes.* « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. III, t. 13, 1849.
- [70] CLOS (D.). — *Deuxième mémoire sur la rhizotaxie.* « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. III, t. 18, 1852.
- [71] COMPTON (R.). — *An investigation of the seedling structure in the Leguminosae.* « Journ. Linn. Soc. Bot. » (London), vol. XLI, p. 1-122, 9 pl. (104 fig.), 1912.
- [72] COMPTON (R.). — *Theories of the anatomical transition from root to stem.* « New Phyt. », vol. XI, 1912.
- [73] COMPTON (R.). — *An anatomical study of syncotily and schizocotily.* « Ann. of Bot. », vol. XXVII, 1913.
- [74] DANGEARD (P.-A.). — *Mode d'union de la tige et de la racine chez les Angiospermes.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), 1888.
- [75] DANGEARD (P.-A.). — *Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones.* « Le Botaniste », I, p. 75-125, 2 pl., 1889.
- [76] DANGEARD (P.-A.). — *Recherches sur les plantules de Conifères.* « Le Botaniste », sér. III, p. 126-204, 6 pl., 1892.
- [77] DANGEARD (P.-A.). — *Observations sur la structure des plantules chez les Phanérogames dans ses rapports avec l'évolution vasculaire.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 60, p. 73-80 et 113-120, 1913.
- [78] DARWIN (Ch.). — *The power of movement in plants*, 1 vol. London 1880 (trad. franç. par ED. HECKEL : *La Faculté motrice dans les Plantes*, 1 vol., Paris, Reinwald, 1882).
- [79] DAUPHINÉ (A.). — *Sur le développement de l'appareil conducteur chez quelques Centrospermées.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 60, p. 312-321, 9 fig., 1913.
- [80] DAUPHINÉ (A.). — *Production expérimentale de l'accélération dans l'évolution de l'appareil conducteur.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 173, 1921.
- [81] DAUPHINÉ (A.). — *Accélération évolutive du convergent dans une racine pathologique de Fève.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 69, p. 334-340, 2 pl., 2 fig., 1922.
- [82] DAUPHINÉ (A.). — *Sur l'existence de l'accélération provoquée expérimentalement.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 69, p. 781-786, 3 fig., 1922.
- [83] DAUPHINÉ (A.). — *L'unité de plan morphologique et structural dans les plantes vasculaires.* « Rev. Scient. », 1922.

- [84] DAUPHINÉ (A.). — *Sur la présence de vaisseaux primaires superposés et centrifuges dans la racine.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 70, p. 73-77, 1 pl. (2 microph.), 1923.
- [85] DAUPHINÉ (A.). — *Polytomie, polystélie et accélération vasculaire dans les racines traumatisées.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », 1 fig., 6 microph., 1923.
- [86] DAUPHINÉ (A.). — *Premiers résultats de la séparation expérimentale en deux phyllorhizes d'embryons dicotylés.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), 1924.
- [87] DAUPHINÉ (A.). — *Démonstration expérimentale du rapport vasculaire entre la feuille et la racine.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 181, p. 1159-1160, 1925.
- [88] DAUPHINÉ (A.). — *Sur le déterminisme des tissus embryonnaires de la tige.* « C. R. Soc. Biologie », t. XCVI, p. 391-392, 3 microph., 1926.
- [89] DAUPHINÉ (A.). — *Nouvelles expériences sur le rapport vasculaire entre la feuille et la racine.* « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 182, p. 1484-1485, 1926.
- [90] DAVEY (A.-J.). — *Seedling Anatomy of certain Amentiferae.* « Ann. of Bot. », vol. XXX, 18 fig., 1916.
- [91] DICKSON (A.). — *On the development of the flower of Pinguicula vulgaris L. with remarks on the embryos of P. vulgaris, P. grandiflora, P. lusitanica, P. caudata and Utricularia minor.* « Trans. Roy. Soc. Edinburgh », vol. XXV, 1869.
- [92] DODEL (A.). — *Der Uebergang des Dicotyledonen-Stengels in die Pfahl-Wurzel.* « Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. », Bd. VIII, 1871.
- [93] DUCHARTRE (P.). — *Mémoire sur les embryons qui ont été décrits comme polycotylés.* « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. III, t. 10, p. 207-238, Pl. 7-10 (89 fig.), 1848.
- [94] ENGLER (A.) et GILG (E.). — *Syllabus der Pflanzenfamilien*, 7^{me} édition. Berlin, Borntraeger, 1912.
- [95] FERMOND. — *Essai de phytomorphie ou étude des causes qui déterminent les principales formes végétales*, 2 vol., 644 p., 16 pl. Paris 1884 (cité d'après PENZIG [158]).
- [96] FLAHAULT. — *Accroissement terminal de la racine principale.* Thèse Fac. Sc. Paris, 1878.
- [97] FLETCHER. — *Illustrations of polycotyledony in the genus Persoonia, with some references to Nuytsia.* « Proc. Linn. Soc. New South Wales », XXXIII, Pt. 4, 1908.
- [98] GAIN (E.). — *Sur la tricotylie et l'anatomie des plantules de Phaseolus tricotylés.* « Rev. gén. Bot. », t. 12, p. 369-393, 1 pl. (25 fig.) et 18 fig., 1900.
- [99] GÉRARD (R.). — *Recherches sur le passage de la racine à la tige.* « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. VI, t. 11, p. 279-430, 5 pl. (74 fig.), 1881.
- [100] GOLDSMITH (S.). — *Beiträge zur Entwicklungsgesch. Fibrovasalmassen in Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen.* Inaug.-Diss. Zurich 1876.
- [101] GRAVIS (A.). — *Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de*

- l'Urtica dioica*. Mém. couronnés et mém. des savants étrangers publiés par l'Acad. Roy. de Belgique, t. XLVII, 1884.
- [102] GRAVIS (A.). — *Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica*. Mém. couronnés et mém. des savants étrangers publiés par l'Acad. Roy. de Belgique, t. LVII, 272 p., 27 pl. (330 fig.), 1898.
- [103] GRAVIS (A.). — *Connexions anatomiques de la tige et de la racine*. Acad. Roy. de Belgique, Cl. des Sc., Bull. n° 4, p. 227-236, 14 fig., 1919.
- [104] GRAVIS (A.). — *Éléments de Morphologie végétale*. 1 vol., 206 p., 32 pl., Paris, Vigot, 1920.
- [105] GRAVIS (A.). — *Réponse à M. G. Chauveaud*. « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 69, p. 755-760, 1922.
- [106] GUILLAUMIN (A.). — *Remarques anatomiques sur la syncotylie et la monocotylie de quelques plantules de Dicotylédones*. « Rev. gén. Bot. », t. 24, 8 p., 8 fig., 1912.
- [107] GUYÉNOT (E.). — *L'hérédité*, 1 vol., Encycl. scient., 463 p., Paris, Doin, 1924.
- [108] HARZ (C.-D.). — *Landwirthschaftliche Samenkunde*. 2 tomes, 1362 p., 201 fig. Berlin, Paul Parey, 1885.
- [109] HEGELMAIER. — *Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime mit Berücksichtigung der pseudo-monokotyledonen*. Stuttgart 1878.
- [110] HEINRICHER (E.). — *Zur Biologie der Gattung Impatiens*. « Flora », 1888.
- [111] HENSLOW (G.). — *The origin of Monocotyledons from Dicotyledons, through self-adaptation to a moist or aquatic habit*. « Ann. of Bot. », t. XXV, p. 717-744, 1911.
- [112] HILL (A.-W.). — *The morphology and seedling structure of the geophilous species of Peperomia*. « Ann. of Bot. », t. XX, 1906.
- [113] HILL (A.-W.). — *The seedlings of certain Pseudo-Monocotyledons*. « Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. », Section K, 1906.
- [114] HILL (T.-G.). — *On the seedling structure of certain Piperaleae*. « Ann. of Bot. », t. XX, 1906.
- [115] HILL (T.-G.) and DE FRAINE (E.). — *On the seedling structure of the Gymnosperms*. « Ann. of Bot. », vol. XXII-XXIV, 1908-1910.
- [116] HILL (T.-G.) and DE FRAINE (E.). — *On the influence of the adult plant upon the seedling*. « New Phyt. », vol. XI, p. 319-332, 9 fig. et 3 diagrammes, 1912.
- [117] HILL (T.-G.) and DE FRAINE (E.). — *The seedling structure of Centrospermeae*. « Ann. of Bot. », vol. XXVI, 1912.
- [118] HILL (T.-G.) and DE FRAINE (E.). — *A consideration of the facts relating to the structure of seedlings*. « Ann. of Bot. », vol. XXVII, p. 257-269, 1913.
- [119] HILL (T.-G.) and DE FRAINE (E.). — *On the classification of seed-leaves*. « Ann. of Bot. », vol. XXVIII, 1914.

- [120] HOLDEN (H.-S.) and BEXON (D.). — *Observations on the anatomy of teratological seedlings. I. On the anatomy of some polycotylous seedlings of Cheiranthus Cheiri.* « Ann. of Bot. », vol. XXXII, p. 513-529, 17 fig., 1918.
- [121] HOLDEN (H.-S.). — *Observations on the anatomy of teratological seedlings. III. The anatomy of some atypical seedlings of Impatiens Roylei Walp.* « Ann. of Bot. », vol. XXXIV, p. 321-344, 113 fig., 1920.
- [122] HOLDEN (H.-S.) and DANIELS (M.-E.). — *Observations on the anatomy of teratological seedlings. IV. Further studies on the anatomy of atypical seedlings of Impatiens Roylei Walp.* « Ann. of Bot. », vol. XXXV, p. 461-492, 97 fig., 1921.
- [123] HOLDEN (H.-S.) and BEXON (D.). — *On the seedling structure of Acer pseudoplatanus.* « Ann. of Bot. », vol. XXXVII, p. 571-594, 74 fig., 1923.
- [124] HOLDEN (H.-S.) and CHESTERS (E.-A.). — *The seedling anatomy of some species of Lupinus.* « Journ. Linn. Soc. Bot. » (London), vol. XLVII, p. 41-55, 28 fig., 1925.
- [125] HOLDEN (H.-S.) and CLARKE (S.-H.). — *On the seedling structure of Tilia vulgaris Heyne.* « Journ. Linn. Soc. London », vol. XLVII, p. 329-337, 20 fig., 1926.
- [126] HOLM (Th.). — *Erigenia bulbosa Nutt. A morphological and anatomical study.* « Amer. Journ. of Sc. », 1901.
- [127] HUTCHINSON (J.). — *The families of flowering plants. I. Dicotyledons.* 1 vol. London, Macmillan et Co, 1926.
- [128] IRMISCH (Th.). — *Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen.* Abt. I. Halle 1854.
- [129] IRMISCH (Th.). — *Ueber einige Fumariaceae.* « Abhandl. d. Naturf. Gesell. Halle », Bd. VI, 1862.
- [130] JEAN (M.). — *Essai sur l'anatomie comparée du liber interne dans quelques familles de Dicotylédones. Etude des plantules.* « Le Botaniste », série 17, p. 225-355, 4 pl. et 21 fig., 1926.
- [131] JUNGER (E.). — *Ueber tricotyle Embryonen.* « Jahresber. Schles. Ges. f. Vaterl. Cultur », t. 46, p. 137. Breslau 1868.
- [132] JUNGER (E.). — *Ueber das Vorkommen tricotyler Embryonen bei Dicotyledonen.* « Jahresber. Schles. Ges. f. Vaterl. Cultur », t. 47, p. 74. Breslau 1869.
- [133] JUNGER (E.). — *Tricotyle Embryonen.* « Jahresber. Schles. Ges. f. Vaterl. Cultur », t. 48, p. 95. Breslau 1870.
- [134] KATTEIN (A.). — *Der morphologische Werth des Centralcyinders der Wurzel.* « Bot. Centralbl. », Bd. LXXII, p. 129-139, 2 pl. (11 fig.), 1897.
- [135] KIDSTON (R.) and LANG (W.-H.). — *On Old Red Sandstone Plants showing Structure from the Rhynie Chert Bed Aberdeenshire.* « Trans. Roy. Soc. Edinburgh », vol. LI, Pt. 3, 1915-1917, et vol. LII, Pt. 3, 1919-1920.

- [136] KLEBS. — *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung*. « Unters. aus dem Bot. Inst. Tübingen », Bd. I, p. 536-635, Leipzig 1881-1885.
- [137] KRAUSE (K.-E.-H.). — *Drei Kotyledonen*. « Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklenburg », XXXIV, p. 236-237, 1880.
- [138] LEE (E.). — *Observations on seedling anatomy of certain Sympetalae. II. Compositae*. « Ann. of Bot. », vol. XXVIII, p. 303-329, 11 diagrammes et 2 fig., 1914.
- [139] LENOIR (M.). — *Evolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones*. « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. X, t. 2, 123 p., 91 fig., 1920. (Thèse Fac. Sc. Paris, 1920).
- [140] LIGNIER (O.). — *Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthacées, des Mélastomacées et des Myrtacées*. « Arch. bot. du Nord de la Fr. », t. III, 1886-1887. (Thèse Fac. Sc. Paris, 1887).
- [141] LIGNIER (O.). — *Végétaux fossiles de Normandie. Structure et affinités du Bennettites Morierei Sap. et Mar.* « Mém. Soc. Linn. Norm. », vol. XVIII, 1894.
- [142] LIGNIER (O.). — *Equisétales et Sphénophyllales, leur origine filicinéenne commune*. « Bull. Soc. Linn. Norm. », 5^{me} série, vol. 7, p. 93-137, 8 fig., 1903.
- [143] LIGNIER (O.). — *Notes complémentaires sur la structure du Bennettites Morierei Sap. et Mar.* « Bull. Soc. Linn. Norm. », 5^{me} série, vol. 8, p. 3-7, 3 fig., 1904.
- [144] LIGNIER (O.). — *Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal*. « Bull. Soc. Linn. Norm. », 6^{me} série, vol. 3, p. 35-62, 1 tableau évolutif, 1908-1909. (Paru également in « Ass. Franç. Av. Sc. », Congrès de Clermont-Ferrand, 1908).
- [145] LUBBOCK (J.). — *A contribution to our knowledge of seedlings*. 2 vol. London 1892. (Il existe de cet ouvrage une édition plus réduite dans la collection : « The International Scientific Series », vol. LXXIX, 288 p., 282 fig. London, Paul Trench Trübner et Co, 1896).
- [146] MAILLEFER (A.). — *Sur le développement de la structure anatomique de la tige d'Impatiens Roylei Walpers*. « Bull. de la Soc. vaudoise des Sc. Nat. », vol. 52, n° 195, p. 237-275, 27 fig., 1919.
- [147] MASTERS (M.-T.). — *Vegetable teratology, an account of the principal deviations from the usual construction of plants*. 1 vol. London. 1869.
- [148] MC CLATCHIE (I.). — *Observations on the root-system of Impatiens Roylei Walp.* « Journ. Linn. Soc. Bot. » (London), vol. XLIII, p. 493-516, 2 pl. (12 fig.) et 24 fig., 1917.
- [149] MESSERI (E.). — *Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare in alcune Monocotyledoni*. « N. G. Bot. Ital. », N. Ser., 32, p. 317-362, 5 pl., 1925.
- [150] MILLER (W.-E.). — *On the occurrence of schizocotily in certain Ranunculaceous seedlings*. « Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh », vol. XXX, Pt. I, p. 21-37, 28 fig., 1928.
- [151] MOLLIARD (M.). — *Sur un cas de tricotylie obtenu expérimentalement*. « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 53, p. 286-288, 1906.

- [152] MOLLIARD (M.). — *Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs. Etude d'anatomie expérimentale.* « Rev. gén. de Bot. », t. 19, p. 241-292, 329-349, 357-391, 4 pl. et 52 fig., 1907 (cf. p. 382 en note).
- [153] MONNET. — *Sur des germinations monocotylées de Brassica.* « Bull. Mus. Hist. Nat. Paris », t. XVIII, p. 125-127, 1912.
- [154] MOTTIER (D.-M.). — *The embryology of some anomalous Dicotyledons.* « Ann. of Bot. », vol. XIX, p. 447-463, 2 pl., 1905.
- [155] MULLER (F. von). — *Plurality of cotyledons in the genus Persoonia.* « New-Zealand Journ. of Sc. », 1882.
- [156] NÄGELI (C.). — *Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel.* « Beitr. z. wissenschaft. Bot. », Heft I, 1858.
- [157] NOBÉCOURT (P.). — *Les tubercules des Ophrydées.* « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 68, p. 62-68, 1 fig., 1921.
- [158] PENZIG (O.). — *Pflanzen-Teratologie*, 2 vol., Genua 1890-1894. (*Il existe pour cet ouvrage une 2^{me} édition en 3 vol., Berlin 1921.*)
- [159] RABER (O.). — *What is a hypocotyl ?* « School Sc. and Math. », t. 26 (6), p. 643-648, 1926 (*d'après une analyse des « Biological Abstracts », vol. 2, fasc. 3-5, 1928.*)
- [160] REINKE. — *Die Phanerogamenwurzel*, in « Bot. Abhandl. Hanstein's ». Bonn 1871.
- [161] ROUËDE (J.). — *Etude anatomique de la germination de quelques Polygonées.* Diplôme d'études supérieures Fac. Sc. Paris, 1918.
- [162] SARGANT (E.). — *The origin of the seed-leaf in Monocotyledons.* « New Phyt. », vol. I, p. 107-113, 1 pl. (12 fig.), 1902.
- [163] SARGANT (E.). — *A theory of the origin of Monocotyledons founded on the structure of their seedlings.* « Ann. of Bot. », vol. XVII, 92 p., 7 pl. et 10 fig., 1903.
- [164] SARGANT (E.). — *The evolution of Monocotyledons.* « Bot. Gaz. », vol. XXXVII, p. 325-345, 1904.
- [165] SARGANT (E.). — *The reconstruction of a race of primitive Angiosperms.* « Ann. of Bot. », vol. XXII, 1908.
- [166] SAUNDERS (E.-R.). — *The Leaf-Skin Theory of the Stem : a consideration of certain anatomico-physiological relations in the Spermatophyte-shoot.* « Ann. of Bot. », vol. XXXVI, p. 135-165, 34 fig., 1922.
- [167] SCHMIDT (B.). — *Beiträge zur Embryo-Entwicklung einiger Dicotylen.* « Bot. Zeit. », Bd. 60, Abt. 1, p. 207-230, 3 pl. (60 fig.) et 5 fig., 1902.
- [168] SCOTT (D.-H.). — *The Old Wood and the New.* « New Phyt. », I, p. 25, 1902.
- [169] SOLMS-LAUBACH (Graf zu). — *Ueber die Fruktifikation von Bennettites gibsonianus Carr.* « Bot. Zeit. », vol. 48, p. 789-798, 805-816, 821-833, 843-

- 847, et pl. 9-10, 1890 (*Traduction anglaise dans « Ann. of Bot. », vol. V, p. 419-452 et pl. 25-26, 1891*).
- [170] SOUÈGES (R.). — *Développement de l'embryon chez le Saginaprocumbens* L. « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 71, p. 590-615, 48 fig., 1924.
- [171] STERCKX (R.). — *Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacées*. « Mém. Soc. Roy. Sc. Liège », 3^{me} série, t. 2, 24 pl. (312 fig.), 1900.
- [172] TANSLEY (A.-G.) and THOMAS (E.-N.). — *The phylogenetic value of the vascular structures of spermatophytic hypocotyls*. « Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. », Congrès de York, section K, 1906.
- [173] THOMAS (E.-N.). — *A theory of the double leaf-trace founded on seedling structure*. « New Phyt. », vol. VI, p. 77-91, 4 fig., 1907.
- [174] THOMAS (E.-N.). — *Seedling anatomy of Ranales, Rhoeadales and Rosales*. « Ann. of Bot. », vol. XXVIII, p. 695-733, 2 pl. et 43 fig., 1914.
- [175] THOMAS (E.-N.). — *The primary vascular system in Phanerogams : its characters and significance*. « Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. », 1924, p. 447-448, (1925).
- [176] TIEGHEM (Ph. van). — *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires*. « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. V, t. 13, 1871.
- [177] TIEGHEM (Ph. van). — *Recherches sur les canaux sécréteurs des plantes*. « Ann. Sc. Nat. Bot. », sér. V, t. 16, 1872.
- [178] TIEGHEM (Ph. van). — *Traité de Botanique*, 2^{me} édit. Paris 1891. (Cf. p. 782).
- [179] TIEGHEM (Ph. van). — *Sur la limite de la tige et de la racine dans l'hypocotyle des Phanérogames*. « Journ. de Bot. », 1891.
- [180] TRÉCUL (A.). — *Quelques remarques sur l'anatomie comparée des plantes à l'occasion de deux mémoires de M. van Tieghem*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 68, p. 514 et 572, 1869.
- [181] TRONCHET (A.). — *La polycotylie et la schizocotylie dans le Dimorphothea pluvialis Moench*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 180, p. 1862-1864, 1925.
- [182] TRONCHET (A.). — *L'accélération vasculaire dans la schizocotylie*. « C. R. Ac. Sc. » (Paris), t. 181, p. 73-75, 1 fig., 1925.
- [183] TRONCHET (A.). — *L'extinction des convergents intercotylédonaire dans l'Echinops Ritro L.* « Ass. Fr. Av. Sc. », 50^{me} session, Congrès de Lyon, p. 385-386, 1926.
- [184] TRONCHET (A.). — *L'accélération basifuge dans les convergents intercotylédonaire*. « Bull. Soc. Bot. Fr. », t. 73, p. 894-898, 4 fig., 1926.
- [185] TRONCHET (A.). — *La morphogénèse de l'appareil conducteur chez les Phanérogames*. « Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. », t. LIX, p. 142-159, 20 fig., 1927.
- [186] TRONCHET (A.). — *Sur la réduction du nombre des convergents chez les Phanérogames ; ses rapports avec la polycotylie et le développement vasculaire*. « Rev. gén. Bot. », t. 40, p. 1-22, 14 fig., 1928.

- [187] TRONCHET (A.). — *A propos de la théorie du raccord*. « Bull. Soc. Linn. Lyon », 8^{me} année, p. 49-50, 1929.
- [188] TRONCHET (A.). — *Interprétation de la Schizocotylie chez les Dicotylédones*. « Bull. Soc. Linn. Lyon », 8^{me} année, p. 111, 1929.
- [189] DE VRIES (H.). — *Die Mutationstheorie*. Vol. I : XII-648 p., 8 pl. et 181 fig. ; vol. II : VI-752 p., 4 pl. et 159 fig., Leipzig, von Veit et Comp., 1901 et 1903. (*Pour les plantules anormales* cf. vol. II, p. 212-346).
- [190] DE VRIES (H.). — *Espèces et variétés* (traduit. de l'anglais par BLARINGHEM), 1 vol., 548 p., Biblioth. Scient. Internationale. Paris, F. Alcan, 1909 (cf. p. 263-269).
- [191] VUILLEMIN (P.). — *De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Tige des Composées*. 1 vol., 258 p., 47 fig. Paris, Baillière, 1884.
- [192] VUILLEMIN (P.). — *Les anomalies végétales, leur cause biologique*. 1 vol., 357 p., Les Presses Universit. de Fr., 1926.
- [193] WORSDELL. — *Principles of Plant Teratology*. 2 vol. London 1915 et 1916.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
-----------------------------	---

PREMIÈRE PARTIE

LES PRINCIPALES MODALITÉS DE LA DISPOSITION CRUCIFORME, LEURS VARIATIONS

INTRODUCTION	22
CHAPITRE I. — Exemple de structure tétrarche chez <i>Impatiens Balsamina</i> L.	28
CHAPITRE II. — Passage de la structure tétrarche à la structure diarche chez <i>Echinops Ritro</i> L.	32
CHAPITRE III. — Variations du type cruciforme tétrarche chez <i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	52
CHAPITRE IV. — Etude d'une espèce normalement pourvue des deux groupes vasculaires alternes médians et de deux groupes vasculaires superposés intercotylédonaire (<i>Dimorphotheca phuvialis</i> Moench)	76
CHAPITRE V. — Sur les relations des systèmes cribro-vasculaires intercotylédonaire et des convergents médians	87
A. Raccordement en diagonale	88
1. <i>Crapina vulgaris</i> Cass.	88
2. <i>Centaurea crocodylium</i> L.	91
B. Raccordement unilatéral	93
C. Importance des deux modes de raccordement	97
CHAPITRE VI. — Sur le développement des groupes libéro-ligneux correspondant aux premières feuilles épicotylées et leurs relations avec les convergents médians	99
CHAPITRE VII. — Sur la suppression des groupes libéro-ligneux intercotylédonaire	105
1. <i>Raphanus sativus</i> L.	107
2. <i>Centranthus ruber</i> DC.	110
CONCLUSIONS	114

DEUXIÈME PARTIE

**LA RÉDUCTION NUMÉRIQUE DES CONVERGENTS,
SON MÉCANISME, BIPOLARITÉ POSSIBLE DE L'ACCELERATION
VASCULAIRE**

INTRODUCTION	117
CHAPITRE I. — Réduction par suppression du xylème alterne et accélération évolutive marquée du convergent	120
CHAPITRE II. — Réduction par fusion de deux xylèmes alternes avec accélération faible ou nulle	125
1 ^{er} exemple : <i>Pinus maritima</i> Lam.	125
2 ^e exemple : <i>Dimorphotheca pluvialis</i> Moench	128
CHAPITRE III. — Cas intermédiaires entre les deux modes de réduction.	131
CHAPITRE IV. — Le cas de l' <i>Echinops Ritro</i> L. et la théorie du raccord ..	134
A. Unité et continuité de l'appareil conducteur	135
B. Accélération progressive du développement des groupes vasculaires médians dans les régions supérieures de la plantule.	137
C. Bipolarité de l'accélération dans le développement des groupes vasculaires intercotylédonaire	138
D. Variations individuelles dans le développement des xylèmes intercotylédonaire	140
CONCLUSIONS	143

TROISIÈME PARTIE

**LES PRINCIPAUX TYPES D'ANOMALIES POUVANT AFFECTER
LA DISPOSITION CRUCIFORME :
POLYCOTYLIE, SYNCOTYLIE, SCHIZOCOTYLIE, MONOCOTYLIE**

INTRODUCTION	144
CHAPITRE I. — La polycotylie et la syncotylie chez <i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	148
CHAPITRE II. — Tendance à la monocotylie dans une plantule d' <i>Impatiens Balsamina</i> L.	164
CHAPITRE III. — Polycotylie et schizocotylie chez <i>Dimorphotheca pluvialis</i> Moench	169

CHAPITRE IV. — Sur quelques plantules anormales de <i>Calendula officinalis</i> L.	187
Exemple de transition entre la polycotylie et la schizocotylie.	190
CHAPITRE V. — La polycotylie et la syncotylie chez <i>Raphanus sativus</i> L.	195
CHAPITRE VI. — Polycotylie, syncotylie et monocotylie chez <i>Centranthus ruber</i> DC.	205
CHAPITRE VII. — Sur la signification de la schizocotylie	214
CONCLUSIONS	219
RÉCAPITULATION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	222
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	238

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

Zoologie : Les formes larvaires et leurs métamorphoses.

Géologie : Les éruptions volcaniques dans le Massif Central.

Lu et accepté :

LES MEMBRES DU JURY,

J. BEAUVÉRIE, C. VANEY,
F. ROMAN et A. DAUPHINÉ.

Vu et approuvé :

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
Membre de l'Institut,
V. GRIGNARD.

Vu et permis d'imprimer :

Lyon, le 16 Juillet 1929.

LE RECTEUR,

Joseph GHEUSI

